



UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN NICOLÁS DE HIDALGO

FACULTAD DE BIOLOGÍA

Programa Institucional de Doctorado en Ciencias Biológicas.

Revisión taxonómica de *Salvia* subgénero *Calosphace* sección
Scorodoniae y reconstrucción del genoma de cloroplasto
en representantes de *Scorodoniae*, *Sigmoideae* y *Uricae*.

TESIS

Como requisito para obtener
el grado de Doctor en Ciencias Biológicas
en Conservación y Manejo de Recursos Naturales

Presenta

Edgar Ismael Olvera Mendoza

Directora de Tesis:

Dra. Sabina Irene Lara Cabrera

Agosto de 2017



A mis padres Justino-Adela

y mi hermana Yochabel.

Agradecimientos

Deseo agradecer al programa Institucional de Doctorado en ciencias Biológicas y la facultad de Biología, también agradezco a él apoyos de la Coordinación de la Investigación Científica de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, proyecto 8.16, a la beca recibida por parte del CONACyT número 290575. Agradezco igualmente a mi asesora la Dra. Sabina Lara por su confianza, paciencia y ayuda constante en este trabajo, además de darme la oportunidad junto con los Dres. J. Mark Porter y Grant Godden de trabajar los datos para la reconstrucción de los genomas de cloroplastos aquí presentados. Por la colaboración en el artículo morfológico agradezco a la Dra. Brenda Bedolla, además del Dr. Sergio Zamudio por sus valiosos comentarios del mismo. Así como a los miembros de la mesa sinodal Dres. Mario A. Espejo Serna, Gabriela Domínguez Vázquez, Miguel Martínez Trujillo, S. Zamudio Ruíz y Victor W. Steinmann, por sus enseñanzas y crítica revisión durante todo este trabajo. A los encargados de los herbarios visitados por las facilidades otorgadas para la consulta BIGU, EBUM, ENCB, IEB, MEXU y UAMIZ. Al herbario BIGU de Guatemala, a las colectas realizadas y el recibimiento tan cálido recibido por Mario Véliz. A los colectores y acompañante de colecta, Dr. Arnulfo Blanco, M. En C. Anna Paizanni, Dra. Brenda Bedolla, Lic. Cesar Alfaro, Dr. Juan Carlos Montero, Sr. Justino Olvera, Dr. Manuel Ramírez, y Dr. Sergio Zamudio. Al director M. en C. Mario Hernández y equipo de trabajo del jardín Botánico Charco del Ingenio en San Miguel de Allende, por permitir coleccionar un poco de tejido dentro de sus instalaciones. Al Dr. Jesús G. González Gallegos por facilitar el artículo e imágenes del holotipo y su publicación de *Salvia evadens*. Por la enseñanza en la elaboración de los mapas presentados a la Bióloga . Mariela Alejandre. Por sus ilustraciones al M. en C. José Manuel Ramírez Amezcua. Por el apoyo y confianza durante el examen predoctoral agradezco a los Dres. Cuauhtemoc Saenz, Miguel Martínez, Gabriel Domínguez, Omar Dominguez y los que a falta de mi buena memoria no puedo recordar. A mis amigos que me proporcionaron una o muchas veces algún artículo o bibliografía necesaria, para la realización de este documento: Ramón Bartolo, Rafael Aguilar Romero, Fernando Pineda, Yocupitzia Ramírez Amezcua y Felix Alberto Guzmán. A todos los compañeros del laboratorio y al Dr. Juan Carlos montero por apoyo constante durante todo este tiempo, y por la invitación a su artículo de divulgación. Por último, a mis queridos amigos y familiares.



UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN NICOLÁS DE HIDALGO

Programa Institucional de
Doctorado en Ciencias Biológicas

DR. CARLOS CORTÉS PENAGÓN
COORDINADOR GENERAL DEL PROGRAMA INSTITUCIONAL DE
DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
P R E S E N T E

Por este conducto nos permitimos comunicarle que después de haber revisado el manuscrito final de la Tesis Titulada: "Revisión taxonómica de *Salvia* subgénero *Cateschace* sección *Schizanthae* y reconstrucción del genoma de cloroplasto en representantes de *Scrophulariaceae*, *Sigmondaceae* y *Urticaceae*" presentado por el M.C EDGAR GARCÍA OLIVERA HENDÓZA, consideramos que reúne los requisitos suficientes para ser publicado y defendido en Examen de Grado de Doctor en Ciencias.

Sin otro particular por el momento, reiteramos a usted un cordial saludo.

ATENTAMENTE

Morelia, Mich., a 14 de julio de 2017

MIEMBROS DE LA COMISIÓN REVISORA


Dra. Sabina Irene Lara Carrera

Directora de Tesis


Dr. Miguel Martínez Trujillo

Vocal


Dra. Gabriela Domínguez Herrera

Vocal


Dr. Víctor W. Stenmann

Vocal


Dr. Sergio Camacho Ruiz

Vocal

Dr. Jorge Acosta de la O CYSIN

Coordinador de Programa de la Facultad de Biología, Edif. "W" Planta Baja, Ciudad Universitaria, Morelia, Michoacán
C.P. 61000, Tel/Fax: (443) 3167412. Email: jorgeacosta@umich.mx o jorgeacosta@umich.mx

Índice

Resumen	7
Abstract.....	9
Introducción general	11
Capítulo I. Revisión taxonómica de <i>Salvia</i> subg. <i>Calosphace</i> secc. <i>Scorodoniae</i> (Lamiaceae), endémica de México.	16
1.1 Resumen	17
1.2 Introducción	18
1.3 Materiales y métodos	18
1.3.1 Historia taxonómica de la secc. <i>Scorodoniae</i>	19
1.4 Resultados.....	19
1.4.1 Morfología.....	19
1.4.2 Distribución y fenología.....	22
1.4.3 Taxonomía.....	24
Literatura citada.....	48
Capítulo II. Filogenómica del cloroplasto para especies de <i>Salvia</i> subg. <i>Calosphace</i> secc. <i>Scorodoniae</i> y especies afines.	52
2.1 Introducción	53
2.2 Materiales y métodos	59
2.2.1 Muestreo de los taxa.....	59
2.2.2 Reconstrucción del Genoma de Cloroplasto.	62
2.2.3 Polimorfismo.....	65
2.2.4 Análisis filogenéticos	66
2.3 Resultados	68
2.3.1 Genoma de cloroplasto reconstruido.....	68
2.3.2 Polimorfismo.....	74
2.2.3.1 Valores de diversidad nucleotídica en genes y espaciadores	74
2.2.3.2 Polimorfismo entre genes y espaciadores	81
2.2.3.3 Polimorfismo en la región invertida repetida A	85
2.2.3.4 Polimorfismo en la region invertida repetida B	86
2.2.3.5 Polimorfismo en la copia única larga.....	87
2.2.3.6 Polimorfismo en la copia única corta.....	89

2.2.3.7 Variación en genes y espaciadores.....	90
2.2.3.8 Sitios repetitivos simples (SSRs)	99
2.3.3 Reconstrucción filogenética	104
2.4 Discusión	124
2.5 Conclusiones	136
Conclusiones generales	138
Perspectivas futuras.	140
Literatura citada.....	141

Cuadros capítulo I.

Cuadro 1: Cronología de la clasificación de las especies <i>Salvia</i> secc. <i>Scorodoniae</i>	20
Cuadro 2: Comparación entre <i>Salvia pannosa</i> Fernald y <i>S. gonzalezii</i> Fernald.	33
Cuadro 3: Comparación entre <i>Salvia ramosa</i> Brandegees y <i>S. variana</i> Epling.	46

Figuras capítulo I.

Figura 1: Forma de los tricomas del cáliz de <i>Salvia</i> L. secc. <i>Scorodoniae</i>	21
Figura 2: Forma de la lámina foliar de <i>Salvia</i> L. secc. <i>Scorodoniae</i>	21
Figura 3: Distribución de las especies de <i>Salvia</i> L. secc. <i>Scorodoniae</i>	23
Figura 4: Rango altitudinal de distribución de las especies de <i>Salvia</i> L. secc. <i>Scorodoniae</i>	23
Figura 5: Meses de floración de las especies de <i>Salvia</i> L. secc. <i>Scorodoniae</i>	24
Figura 6: <i>Salvia dugesii</i> Fernald	32
Figura 7: <i>Salvia keerlii</i> Benth	37
Figura 8: <i>Salvia melissodora</i> Lag.....	41

Cuadros capítulo II.

Cuadro 1: Genomas de cloroplasto utilizados como grupo externo, pertenecientes al Orden Lamiales.	60
Cuadro 2: Material vegetal utilizado para la extracción de ADN.....	61
Cuadro 3: Transcriptomas de las especies de Lamiaceae utilizadas para la selección de marcadores, ubicación de exones y construcción de sondas.	63
Cuadro 4: Longitud de los 14 genomas reconstruidos - secc. <i>Scorodoniae</i> y especies afines.....	69
Cuadro 5: . Porcentaje de nucleótidos para los 14 genomas reconstruidos - secc. <i>Scorodoniae</i> y especies afines.	70
Cuadro 6: Diversidad nucleotídica (Pi) en cada una de las regiones.	75
Cuadro 7: Comparación de los valores de PSP en los espaciadores y genes.....	82
Cuadro 8: Estadístico de los valores PSP, para los genes.....	83
Cuadro 9: Estadístico de los valores PSP, para los espaciadores.....	84
Cuadro 10: Ubicación de los genes y espaciadores no polimórficos en las cuatro regiones del genoma de cloroplasto	90
Cuadro 11: Estadísticos de variación para los veinte genes más polimórficos en el alineamiento del muestreo completo.	93
Cuadro 12: Estadísticos de variación para los veinte genes más polimórficos en el alineamiento del grupo interno.	94
Cuadro 13: Estadísticos de variación para los veinte espaciadores más polimórficos en el alineamiento del muestreo completo.	95
Cuadro 14: Estadísticos de variación para los veinte espaciadores más polimórficos en el alineamiento del grupo interno.	96
Cuadro 15: Selección de los genes y espaciadores más polimórficos, en base a el porcentaje de sitios polimórficos (PSP) y los valores de diversidad nucleotídica (Pi).	97
Cuadro 16: Unidades repetidas simples (SSRs).....	99
Cuadro 17: Frecuencia de secuencias repetidas simples (SSRs) por cada una de los di- y trinucleótidos encontrados.....	102
Cuadro 18: Frecuencia de secuencias repetidas simples (SSRs) por cada una de los tetra-, penta- y hexanucleótidos encontrados.....	102

Figuras capítulo II.

Figura 1: Filogenia preliminar para el subg. <i>Calosphace</i> tomado y modificado de Jenks y colaboradores (2013)	57
Figura 2: Selección de marcadores y construcción de librerías	62
Figura 3: Ensamblaje de fragmentos amplificados	64
Figura 4: Alineamiento del genoma de cloroplasto del nucleótido 8,600 al 9,700 para 19 especies, se resalta la ausencia de <i>psbI</i> en <i>S. nepetoides</i>	68
Figura 5: Mapa de los genomas alineados.....	71
Figura 6: Genoma de cloroplasto de <i>Salvia aequidistans</i> secc. <i>Scorodoniae</i>	73
Figura 7: Diversidad nucleotídica (Pi) encontrada para los genes en el muestreo completo	79
Figura 8: Diversidad nucleotídica (Pi) encontrada para los genes en el muestreo del grupo interno	79
Figura 9: Diversidad nucleotídica (Pi) encontrada para los espaciadores en el muestreo completo	80
Figura 10: Diversidad nucleotídica (Pi) encontrada para los espaciadores en el muestreo del grupo interno.....	80
Figura 11: Valores PSP para los espaciadores y genes..	82
Figura 12: Valores PSP para los genes, evaluando IRA, IRB, LSC y SSC	83
Figura 13: Valores PSP, para los espaciadores, evaluando IRA, IRB, LSC y SSC.....	84
Figura 14: Valores PSP para la región IRA.	85
Figura 15: Valores PSP para la región IRB.....	86
Figura 16: Valores PSP para la región LSC.	87
Figura 17 Valores PSP para la región SSC.	89
Figura 18: Comparación de valores PSP en 23 genes.	91
Figura 19: Comparación de valores PSP en 24 espaciadores.....	92
Figura 20: Selección de genes y espaciadores con valores más altos en PSP y Pi.	98
Figura 21: Frecuencia de secuencias repetidas simples (SSRs) por cada una de los di, tri, tetra, penta y hexa-nucleótidos..	103
Figura 22: Árbol de consenso estricto, con base en todos los genes, para la matriz de datos completa, encontrado con análisis de máxima parsimonia y análisis bayesiano.....	106

Figura 23: Árbol de consenso estricto, con base en todos los espaciadores, para la matriz de datos completa, encontrado con análisis de máxima parsimonia y análisis bayesiano.	109
Figura 24: Árbol de consenso estricto, con base en las regiones seleccionadas, para la matriz de datos completa, encontrados con los análisis de máxima parsimonia y análisis bayesiano	111
Figura 25: Árbol de consenso estricto, con basea en el genoma de cloroplasto y la matriz de datos completa, encontrado con los análisis de máxima parsimonia, máxima verosimilitud e inferencia bayesiana.....	114
Figura 26: Árbol de consenso estricto, con base en el genoma de cloroplasto y la matriz de datos del grupo interno, encontrados con el análisis de máxima parsimonia y bayesiano	116
Figura 27: Árbol de consenso estricto, con las regiones seleccionadas y matriz de datos del grupo interno, encontrado con el análisis bayesiano	117
Figura 28: Árboles de consenso estricto, con análisis bayesiano y grupo interno, para cada uno de los ocho genes que mostrarón mayor PSS y Pi	120
Figura 29: Árboles de consenso estricto, con análisis bayesiano y grupo interno, para cada uno de los ocho espaciadores que mostrarón mayor PSS y Pi	123
Figura 30: Ubicación de las especies de este estudio en la filogenia propuesta por Jenks y colaboradores (2013)	131

Resumen

El género *Salvia* cuenta con *ca.* 900 especies, muchas de ellas de importancia económica, farmacéutica, hortícola, alimentaria y gastronómica; además de ser de los géneros de angiospermas más complejos, en el reconocimiento de sus especies, también presenta dificultad para obtener propuestas filogenéticas robustas. En la flora mexicana el subg. *Calosphace* es el más ampliamente representado con *ca.* 300 de sus *ca.* 500 especies. En este trabajo, se presenta la reevaluación morfológica de la sección *Scorodoniae*; endémica de México y la reconstrucción del cloroplasto por secuenciación masiva en paralelo, de algunos miembros de la misma y de las secciones putativamente emparentadas *Sigmoideae* y *Uricae*. En el primer capítulo se presenta la evaluación taxonómica de la secc. *Scorodoniae*, producto de la revisión de 460 especímenes depositados en los herbarios EBUM, ENCB, IEB, MEXU y UAMIZ. La secc. *Scorodoniae* incluye especies de lámina foliar deltoide, ovada a ovado-lanceolada o lanceolada elíptica, haz bullado-rugoso y flores pequeñas. Se reconocen 16 especies, entre ellas *S. dugesii* y *S. gonzalezii* que habían sido consideradas sinónimos de *S. melissodora* y *S. pannosa* respectivamente, se propone como sinónimo de *S. tepicensis* a *S. aequidistans* y se incorpora a esta sección a *S. fruticulosa*, originalmente ubicada en la secc. *Tomentellae*; además se presenta la diagnosis de la sección, clave de identificación, descripciones y mapas de distribución. En el segundo capítulo se presenta la reconstrucción del genoma de cloroplasto con la nueva tecnología de secuenciación (NGS) mediante enriquecimiento dirigido (target enrichment), se reconocen genes y espaciadores polimórficos para reconstrucción filogenética y secuencias repetidas simples. Se reconstruyen catorce genomas del subgénero *Calosphace*, seis de la secc. *Scorodoniae* (*S. aequidistans*, *S. breviflora*, *S. dugesii*, *S. melissodora*, *S. occidua* y *S. ramosa*), las dos especies de *Uricae* (*S. amarissima* y *S. urica*) y dos representantes de *Sigmoideae* (*S. inconspicua* y *S. nepetoides*), además de tres especies filogenéticamente distantes *S. areolata* (secc. *Purpurea*), *S. lasiantha* (secc. *Mitratae*) y *S. semiatrata* (secc. *Atratae*). Los genomas de cloroplasto reconstruidos exhiben longitudes de 141,500 pb a 150,400 pb; con una copia larga (LSC) y una corta (SSC), separadas por un par de regiones invertidas repetidas (IRs). Los genes y espaciadores de mayor porcentaje de sitios polimórficos (PSP) y diversidad nucleotídica (Pi) para estas especies son *rpl22*, *rps16*,

matK, *ycf1*, *ndhF*, *psbI*, *rps3* y los espaciadores *trnK-rps16*, *rps16-trnQ*, *ndhf-rpl32*, *rps15-ycf1*, *rps4-trnT*, *rps8-rpl14*, *trnT-trnL* y *rpl32-trnL*. Las secuencias cortas repetidas simples más frecuentes son di-nucleótidos a hexa-nucleótidos (AT, AAT, AAAT, AATCT y AGATAT). Se presentan análisis de reconstrucción filogenética por medio de parsimonia, verosimilitud y bayesianos, para dos muestreos taxonómicos, con los 14 genomas reconstruidos y para 19, incluyendo 5 genomas de especies adicionales (*Boea hygrometrica*, *Origanum vulgare*, *Salvia miltiorrhiza*, *Sesamum indicum* y *Tectona grandis*). El ensamble del ADN de cloroplasto obtenido, se analizó completo, además de tres análisis concatenados, para todos los genes, todos los espaciadores, el conjunto de las 16 regiones seleccionadas y un análisis individual para cada una de ellas. Se presentan hipótesis filogenéticas resueltas y altos valores de soporte con las tres metodologías de inferencia. La secc. *Uricae* es monofilética, pero no las secciones *Scorodoniae* y *Sigmoideae*, probablemente por el reducido muestreo taxonómico. La reconstrucción del cloroplasto con secuenciación masiva en paralelo es una alternativa para generar filogenias en grupos complejos, manteniendo un amplio muestreo taxonómico. De los fragmentos evaluados individualmente destacan los genes *ycf1*, *matK*, *rps16*, *rps3* y los espaciadores *ndhf-rpl32* y *rpl32-trnL*; que a futuro podrán ser estudiados con secuenciación Sanger y mayor muestreo taxonómico; para generar hipótesis filogenéticas.

Palabras clave: Taxonomía, secuenciación masiva en paralelo, reconstrucción del genoma de cloroplasto, polimorfismo, reconstrucción filogenética.

Abstract

Salvia includes ca. 900 species, many of which have economic importance in pharmaceuticals, horticulture, nutrition and gastronomy. It is also one of the most challenging angiosperm groups, both for species recognition and the obtainment of robust phylogenetic hypotheses. *Calosphace* is the most diverse subgenus of *Salvia*, and the Mexican flora contains about 300 of its approximately 500 species. In this thesis a morphological reevaluation of the Mexican endemic section *Scorodoniae* is presented and chloroplast genome reconstruction via massively parallel sequencing of sect. *Scorodoniae* and species in the putatively allied sections *Sigmoideae* and *Uricae* is conducted. The taxonomic revision of *Scorodoniae* is presented in the first chapter. It is based on the examination of 460 herbarium specimens stored at EBUM, ENCB, IEB, MEXU, and UAMIZ. Section *Scorodoniae* contains species with deltoid, ovate, ovate-lanceolate and lanceolate-elliptic leaves and small flowers. Sixteen species are recognized, including *S. dugesii* and *S. gonzalezii* which were previously considered synonyms of *S. melissodora* and *S. pannosa* respectively; *S. tepicensis* is synonym of *S. aequidistans*, and *S. fruticulosa*, previously in sect. *Tomentellae*, is added to sect. *Scorodoniae*. The section's diagnosis, identification key, descriptions, and maps are also presented. The second chapter contains the chloroplast genome assembly obtained by target enrichment of the massively parallel sequencing techniques, polymorphic genes, and spacers useful in phylogenetic reconstruction and simple sequence repeats. Fourteen *Calosphace* genomes are assembled: six species of sect. *Scorodoniae* (*S. aequidistans*, *S. breviflora*, *S. dugesii*, *S. melissodora*, *S. occidua* y *S. ramosa*), two species of sect. *Uricae* (*S. amarissima* y *S. urica*), and two species of sect. *Sigmoideae* (*S. inconspicua* y *S. nepetoides*); as well as the phylogenetically distant *S. areolata* (sect. *Purpurea*), *S. lasiantha* (sect. *Mitratae*), and *S. semiatrata* (sect. *Atratae*). The assembled chloroplast genomes are 141,500 pb to 150,400 pb long, in four regions, with large and small single copies and two inverted repeats. Genes and spacers with the highest percentage of polymorphic sites and nucleotidic diversity for these species are *rpl22*, *rps16*, *matK*, *ycf1*, *ndhF*, *psbI*, *rps3* and the spacers *trnK-rps16*, *rps16-trnQ*, *ndhF-rpl32*, *rps15-ycf1*, *rps4-trnT*, *rps8-rpl14*, *trnT-trnL* and *rpl32-trnL*. Di to hexa-nucleotides (AT, AAT, AAAT, AATCT y AGATAT) are the most frequent simple sequence repeats. Parsimony, verosimilarity and bayesian analyses were used for phylogenetic

reconstructions, with two taxon samples, one having 14 species including sect. *Scorodoniae* and allies, and the other having 19 species with the addition of five genomes (*Boea hygrometrica*, *Origanum vulgare*, *Salvia miltiorrhiza*, *Sesamum indicum* and *Tectona grandis*). The whole chloroplast genome was analyzed, as well as three concatenated matrices, having only the genes, the spacers, and a set of the 16 most polymorphic regions and the individual analysis for each of them. The phylogenetic hypotheses obtained are resolved and have high support values in all phylogenetic inferences. Section *Uricae* is monophyletic, whereas *Scorodoniae* and *Sigmoideae* are not monophyletic, probably due to the reduced taxonomic sampling. Massively parallel sequencing of the chloroplast genome is an alternative in generating phylogenies for complex groups. Of the most polymorphic fragments the best are the genes *ycf1*, *matK*, *rps16*, *rps3* and the spacers *ndhf-rpl32* y *rpl32-trnL*. These fragments should be further evaluated by Sanger sequencing in a wider taxonomic sampling to generate phylogenetic hypotheses.

Keywords: Taxonomy, massively parallel sequencing, chloroplast genome reconstruction, polymorphism, phylogenetic reconstruction.

Introducción general

El género *Salvia* L. s.l. es el más grande de la familia Lamiaceae Martynov, con aproximadamente 900 especies (Jenks *et al.*, 2013), pertenece a la subfamilia Nepetoideae Burnett y tribu Mentheae (Harley *et al.*, 2004). Originado probablemente en la región Mediterránea Europea (Will y Claßen-Bockhoff, 2017), actualmente tiene distribución cosmopolita, con centros de diversificación importantes en el SO de Asia Central, y centro y S de América (Harley *et al.*, 2004). Debido a su complejidad taxonómica, se divide en cinco subgéneros: *Audibertia* (Benth.) Epling ex Walker, *Calosphace* (Benth.) Epling, *Salvia*, *Sclarea* (Benth.) Epling y *Leonia* (Benth.) Epling (Bentham, 1836, 1876; Epling, 1939) (Bentham, 1836, 1876; Epling, 1939) y de aceptarse la propuesta taxonómica para *Salvia* s.l. de incluir otros subgéneros se incorporarían *Salvia* subg. *Dorystaechas* (Boiss. & Heldr. Ex Benth.), *Meriandra* (Benth.) J. B. Walker, B. T. Drew & J. G. González, *Perovskia* (Kar.) J. B. Walker, B. T. Drew & J. G. González, *Rosmarinus* (L.) J. B. Walker, B. T. Drew & J. G. González y *Zhumeria* (Rech.f. & Wendelbo) J. B. Walker, B. T. Drew & J. G. González (Drew *et al.*, 2017). De estos, el subg. *Calosphace* es el más grande, con 500 especies aproximadamente (Ramamoorthy y Elliott, 1998; Jenks *et al.*, 2013), todas ellas endémicas de América. De las cuales 307 especies se encuentran en México (Martínez-Gordillo *et al.*, 2013), posicionando al país como el centro de diversificación más importante, seguido por la cordillera de los Andes (155 especies), el E de Sudamérica (60) y las Antillas (45) (Jenks *et al.*, 2013).

Las especies de *Salvia* subg. *Calosphace* tienen importancia medicinal, gastronómica, ornamental y mágico-religiosa. La utilización medicinal se realizó inicialmente por culturas prehispánicas y recientemente se investigan sus aplicaciones en medicina alópata. Por ejemplo, *Salvia elegans* Vahl. se utiliza en tratamientos como antidepresivo y ansiolítico (Herrera-Ruiz *et al.*, 2006); *Salvia involucrata* Cav. es usada contra enfermedades neurodegenerativas como el Alzheimer (Jenks *et al.*, 2013). En la alimentación es común consumir *Salvia hispánica* L. o “Chía” con el agua de limón, en cereales y en ensaladas. De igual modo, en la época prehispánica, los Aztecas utilizaban la chía molida con maíz, para hacer un pinole llamado en náhuatl “Chianpinolli”, el cual se incorporaba en tortillas, tamales, y algunas bebidas que llamaban “Chianatoles” (Cahill,

2003). Otra especie utilizada por los grupos Zapotecos en Oaxaca es la *Salvia divinorum* Epling y Játiva-M. conocida como “Pastora o María pastora”, cuyas hojas se usan en ritos divinos; adivinatorios y curaciones (Wasson, 1962). Como plantas de ornato, desde la época de la colonia con las expediciones del S. XVIII se llevaron semillas de *Salvia* para adornar los jardines botánicos europeos; entre las más conocidas se encuentran *Salvia coccinea* Buc'hoz ex Etl., *Salvia farinacea* Benth. y *Salvia leucantha* Cav. La exploración de plantas para ornato se sigue realizando y otras especies que se han propuesto son *Salvia keerlii* Benth., *Salvia melissodora* Lag., *Salvia mexicana* L. y *Salvia regla* Cav. (Pérez-Nicolás y Fernández, 2007).

A pesar de la importancia del género, la taxonomía del mismo es compleja. En el último tratamiento comprensivo para *Calosphace* (Epling, 1939), las 458 especies se clasifican en 91 secciones (Epling, 1939), en sus obras posteriores Epling (1940, 1941, 1944, 1947, 1951; Epling y Mathias, 1957) adiciona especies y algunas secciones, llegando *Calosphace* a conformarse con 104 secciones y aproximadamente 500 especies. Desde el trabajo de Epling a la fecha se han realizado varias revisiones de secciones, así como la descripción de numerosas especies que se atribuyen a las secciones *sensu* Epling. (Fernández-Alonso, 1995; Fernández-Alonso, 2006; Reisfield, 1987; Santos, 1991; Santos, 1996; Santos, 2004; Santos y Harley, 2004; Torke, 2000). Los de mayor relevancia para México son la revisión morfológica de la sección monotípica *Axillares* (Benth.) Epling. (Turner, 1996), *Farinaceae* Epling. (Peterson, 1978) y *Sigmoideae* Epling (Espejo y Ramamoorthy, 1993). Además de estudios que incorporan la evidencia molecular; para la secc. *Lavanduloides* Epling con secuencias de ETS (del inglés External Transcribed Spacer), ITS (del inglés Intergenic Spacer) y el espaciador de ADN cloroplasto *trnL-trnF* (Fragoso-Martínez, 2014); *Membranaceae* (Benth) Epling con ADN nuclear ITS y ADN cloroplasto *trnL-trnF* (González-Gallegos, 2014) y *Polystachyae* Epling con ADN nuclear ITS, ETS y AFLPs (Bedolla-García, 2012).

Salvia también ha sido objeto de estudios que evalúan la monofilia del género y sus subgéneros; por medio de un muestreo de 37 especies y la secuenciación de regiones de ADN cp *rbcL* y *trnL-trnF* se demostró que el subg. *Calosphace* es monofilético (Walker *et al.*, 2004) y que *Salvia* es poli-parafilético. Posteriormente, incrementando el muestreo en *Salvia* a 220 especies secuenciando *rpl32-trnL* e ITS se confirmó la parafilia de *Salvia* y monofilia del subg. *Calosphace* (Will y Claßen-Bockhoff, 2017). Recientemente, Drew y colaboradores (2017), realizaron un estudio de las regiones nucleares PPR-AT3G09060 y GBSSI y de ADN cp *psbA-trnH*, *trnL-trnF*, *ycf1-rps15* e *ycf1*, evaluando siete de ocho géneros pertenecientes a la subtribu *Salviinae* (Dumort.) Endl., concluyen que para mantener *Salvia s.l.* como un grupo monofilético, es mejor incluir esos géneros dentro de *Salvia* y propusieron cinco subgéneros *Dorystaechas* (Boiss. & Heldr. ex Benth.) J.B.Walker, B.T.Drew & J.G.González, *Meriandra* (Benth.) J.B.Walker, B.T.Drew & J.G.González, *Perovskia* (Kar.) J.B.Walker, B.T.Drew & J.G.González, *Rosmarinus* (L.) J.B.Walker, B.T.Drew & J.G.González y *Zhumeria* (Rech. f. & Wendelbo) J.B.Walker, B.T.Drew & J.G.González, con un total de 15 especies.

Respecto al subgénero *Calosphace*, Jenks y colaboradores (2013) incrementaron el muestreo de Walker (2006), logrando un muestreo de 171 individuos pertenecientes a 73 secciones de las 104 que conforman el subg. *Calosphace*, con secuencias de ITS y el espaciador *psbA-trnH*; Jenks y colaboradores (2013) obtienen cuatro principales linajes, el primero de ellos con la única especie de la sección *Axillares* (*Salvia axillaris* Moc. y Sessé), seguida de los clados llamados ‘*Hastatae*’, ‘*Uliginosae*’ y el ‘core’ o ‘núcleo de *Calosphace*’. Aunque en su mayoría los clados no resuelven las relaciones entre especies y tienen bajo soporte, demostraron que la mayoría de las secciones propuestas por Epling (1939) no son monofiléticas y que hay un fuerte patrón biogeográfico de distribución N-S que sugiere siete eventos de dispersión a larga distancia.

Los integrantes de *Salvia* y en particular del subg. *Calosphace* además de ser de difícil identificación morfológica, presentan retos para obtener una filogenia robusta, por el bajo polimorfismo que proveen las regiones secuenciadas, inclusive en regiones tradicionalmente utilizadas para resolver relaciones entre especies de otras familias de angiospermas. Pérez-García (2013) evaluó 60 especies mexicanas de *Salvia* pertenecientes

a 23 secciones, con secuencias de *matK*, *psbA-trnH*, *atpF-atpH*, *psbK-psbL*, *rps16*, *ycf1* e ITS; encontró el mayor polimorfismo en una fracción de la región *ycf1* con 12.1% de polimorfismo y 22 % en la región ITS. Con el análisis de ambas regiones mejoró la resolución de los clados, aunque no se resolvieron totalmente y continuaron los bajos valores de soporte. Mostrando además que para resolver las relaciones filogenéticas no solo se logrará incrementando el número de pares de base secuenciadas.

Sin embargo, aún es necesario continuar la exploración de regiones idóneas para lograr reconstrucciones filogenéticas resueltas; Las nuevas técnicas de secuenciación, o secuenciación masiva en paralelo, permiten acceder a mucha información en poco tiempo, incluso de genomas completos, permitiendo la evaluación de regiones que no han sido exploradas en el contexto filogenético (Parks *et al.*, 2009, Straub *et al.*, 2012). En el subg. *Calosphace* se realizan dos proyectos de secuenciación en paralelo, con enriquecimiento híbrido anclado (Anchore Hybrid Enrichment) en 12 especies reportaron 448 regiones con potencial de uso en análisis filogenético (Fragoso-Martínez *et al.*, 2017). Y con Porter *et al.*, (en proceso) con enriquecimiento dirigido en 79 especies (los resultados aquí reportados forman parte de ese proyecto).

Ante este escenario el estudio del subgénero *Calosphace* debe continuar con la evaluación morfológica y molecular implementando el uso de la secuenciación masiva en paralelo. En este estudio se evalúa la secc. *Scorodoniae* Epling (1939), endémica de México, constituida inicialmente por 12 especies y posteriormente se incrementó a 15 con la descripción de *Salvia boegei* Ramamoorthy (Ramamoorthy, 1984) y dos nuevas especies de Turner (2009) que incluye en su evaluación de la secc. *Scorodoniae* (*Salvia periconia* B. L. Turner y *Salvia tenorioi* Ramamoorthy ex B. L. Turner). Aún después de la publicación de Turner (2009) para la secc. *Scorodoniae*, la identificación de sus especies continúa siendo compleja; en este trabajo, se presenta una revisión con evidencia morfológica (Olvera-Mendoza *et al.*, 2017) para la secc. *Scorodoniae* en el **Capítulo I** (“Revisión taxonómica de *Salvia* subg. *Calosphace* secc. *Scorodoniae* (Lamiaceae), endémica para México”) y una exploración molecular, para determinar regiones polimórficas, que ayuden a evaluar la reconstrucción filogenética, utilizando la reconstrucción de genomas de cloroplasto en el **Capítulo II**. Por medio de nueva tecnología de secuenciación (NGS) o

tecnología de secuenciación masiva en paralelo, para siete de las dieciséis especies de la secc. *Scorodoniae* (*Salvia breviflora* Moc. y Sessé, *Salvia dugesii* Fernald, *S. keerlii* Benth., *Salvia aequidistans* Fernald, *S. melissodora* Lag., *S. occidua* Epling y *Salvia ramosa* Brandegees) y otras siete especies emparentadas de las secciones *Atratae* Epling (*Salvia semiatrata* Zucc.), *Mitratae* Epling (*Salvia lasiantha* Benth.), *Purpurea* Epling (*Salvia areolata* Epling), *Sigmoideae* (*Salvia inconspicua* Benth., *Salvia nepetoides* Kunth) y *Uricae* Epling (*Salvia amarissima* Ortega, *Salvia urica* Epling). Además, se presenta hipótesis filogenética con los genomas reconstruidos, y se proponen algunas regiones como candidatos potenciales para resolver futuros estudios vía secuenciación Sanger.

Capítulo I



Revisión taxonómica de *Salvia* subgénero *Calosphace* sección *Scorodoniae* (Lamiaceae), endémica de México

Taxonomic revision of *Salvia* subgenus *Calosphace* section *Scorodoniae* (Lamiaceae), endemic to Mexico

Edgar Ismael Olvera Mendoza¹, Brenda Y. Bedolla García² y Sabina I. Lara Cabrera^{1,3}

1 Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Facultad de Biología, Laboratorio de Sistemática Molecular de Plantas, Ciudad Universitaria, Francisco J. Mújica, s.n., Edif. B2-3er piso, Colonia Fe-licitas del Río, Apdo. postal. 58066, Morelia, Michoacán, México.

2 Instituto de Ecología, A.C., Centro Regional del Bajío, Apdo. postal 386, 61600 Pátzcuaro, Michoacán, México.

3 Autor para la correspondencia: slaracabrera@gmail.com

Citar como:

Olvera Mendoza, E. I., B. Y. Bedolla García y S. I. Lara Cabrera. 2017. Revisión taxonómica de *Salvia* subgénero *Calosphace* sección *Scorodoniae* (Lamiaceae), endémica de México. Acta Botánica Mexicana 118: 7-39. DOI: <http://dx.doi.org/10.21829/abm118.2017.1198>

Recibido: 26 de abril de 2016.

Revisado: 6 de julio de 2016.

Aceptado: 13 de septiembre de 2016.

DOI

<http://dx.doi.org/10.21829/abm118.2017.1198>

RESUMEN:

Antecedentes y Objetivos: Se reevalúa la sección mexicana *Scorodoniae* de *Salvia* subgénero *Calosphace*. Como parte de los esfuerzos para conocer la flora mexicana varios autores se encuentran revisando la circunscripción de las secciones de *Calosphace sensu* Epling, incluyendo sus caracteres diagnósticos y la descripción de sus especies. Aún con el breve tratamiento de Turner permanecen algunas especies de difícil determinación en *Salvia* secc. *Scorodoniae*. El objetivo de este trabajo fue realizar una diagnosis para *Scorodoniae*, proporcionar descripciones para cada especie, información sobre sinonimia, ejemplares tipo, así como una clave de identificación y mapas de distribución.

Métodos: Se revisaron 460 especímenes de *Salvia* secc. *Scorodoniae* depositados en los herbarios EBUM, ENCB, IEB, MEXU y UAMIZ. La identificación se realizó con ayuda de tratamientos taxonómicos, protólogos y revisión de ejemplares tipo.

Resultados clave: Se sinonimiza a *S. tepicensis* en *S. aequidistans*. Se reconocen como especie *S. dugesii* y *S. gonzalezii* que habían sido tratadas como sinónimos de *S. melissodora* y *S. pannosa* respectivamente. Se incorpora a esta sección a *Salvia fruticulosa*, originalmente ubicada en la sección *Tomentellae*.

Conclusiones: Se reconocen en *Salvia* sección *Scorodoniae* 16 especies, las cuales se caracterizan por tener lámina foliar deltoide, ovada a ovado-lanceolada o lanceolada elíptica, con el haz bullado-rugoso y flores pequeñas.

Palabras clave: distribución, México, revisión taxonómica, sinonimia.

ABSTRACT:

Background and Aims: The Mexican section *Scorodoniae*, of *Salvia* subgenus *Calosphace* is reviewed. Contributing to the efforts to know the Mexican flora several sections *sensu* Epling are being reviewed by different authors, including diagnostic characters and species descriptions. Even with Turner's short treatment of *Salvia* sect. *Scorodoniae* several species remained difficult to identify. The objective of this research was to diagnose *Scorodoniae*, provide species descriptions, synonyms, type specimens, an identification key and distribution maps.

Methods: Four hundred and sixty specimens of *Salvia* secc. *Scorodoniae* deposited at EBUM, ENCB, IEB, MEXU and UAMIZ were reviewed. Identification was made using several taxonomic treatments, protocols and type specimens.

Key results: *Salvia tepicensis* is a synonym of *S. aequidistans*. *Salvia dugesii* and *S. gonzalezii* are recognized as species and no longer treated as synonyms of *S. melissodora* and *S. pannosa* respectively. *Salvia fruticulosa* previously classified in sect. *Tomentellae* is now placed in *Scorodoniae*.

Conclusions: Sixteen species of *Salvia* section *Scorodoniae* are recognized, characterized by the deltoid, ovate to ovate-lanceolate or elliptic-lanceolate lamina, with bullate-rugose upper surface, and their small flowers.

Key words: distribution, Mexico, synonymy, taxonomic revision.

INTRODUCCIÓN

El género *Salvia* L. se considera un género gigante (Frodin, 2004) por contar con cerca de 1000 especies; se ubica en la familia Lamiaceae, subfamilia Nepetoideae y tribu Mentheae (Ramamoorthy y Elliott, 1998). Además de su gran diversidad en el mundo, varias de las especies de *Salvia* cuentan con potencial económico por sus propiedades medicinales, culinarias u ornamentales (Yagi et al., 1989; Ahmed et al., 1994; Guillén et al., 1996; Chen et al., 1999; Grundmann et al., 2007; Kamatou et al., 2008).

Una muestra de la complejidad de *Salvia* es su clasificación en cinco subgéneros: *Audibertia* (Benth.) Epling, *Calosphace* (Benth.) Epling, *Salvia* (Benth.) Epling, *Sclarea* (Benth.) Epling y *Leonia* (Benth.) Epling (Bentham, 1836, 1876; Epling, 1939). *Calosphace* es el subgénero más grande con ca. 500 especies, propias del continente americano, encontrándose desde el suroeste de EUA hasta Argentina (Ramamoorthy y Elliott, 1998). Se distingue del resto de los subgéneros por presentar las dos ramas posteriores de los conectivos fusionadas, aunque secciones como *Hastatae* (7 especies), *Blakea*

(4), *Standleyana* (1) y *Axillares* (1) no las presentan completamente fusionadas (Walker, 2006). En México se distribuyen ca. 312 especies, de las cuales 88% son endémicas y representan 60 de las secciones *sensu* Epling (Ramamoorthy y Elliott, 1998). Epling (1939) dividió a *Calosphace* en 93 secciones, posteriormente incrementándolas hasta 104 (Epling, 1940, 1941, 1944, 1947, 1951; Epling y Mathias, 1957).

La clasificación seccional de Epling (1939) se continúa utilizando por ser el único tratamiento comprensivo para *Calosphace*, aunque varios autores han criticado la pertinencia y definición de las secciones, por la homoplasia en varios de los caracteres, la distribución disyunta de algunas secciones y casos de sinonimia de especies ubicadas en secciones distintas (Standley y Williams, 1973; Ramamoorthy, 1984a). A pesar de que a la fecha no se cuenta con una revisión para *Calosphace* posterior a Epling (1939), en años recientes se han reevaluado 18 de las 104 secciones, principalmente con

evidencia morfológica: *Dusenostachys* Epling (Reisfield, 1987), *Nobiles* (Benth.) Epling (Santos, 1991; Santos y Harley, 2004), *Longipes* Epling (Fernández-Alonso, 1995), *Rudes* (Benth.) Epling (Santos, 1996), *Ekmania* Epling (Torke, 2000), *Secundae* Epling (Santos, 2004) y *Siphonantha* Epling (Fernández-Alonso, 2006). De las secciones endémicas para México o mayormente mexicanas, se han estudiado *Farinaceae* (Benth.) Epling (Peterson, 1978; Turner 2008), *Sigmoideae* Epling (Espejo y Ramamoorthy, 1993), *Axillares* Epling (Turner 1996), *Farinaceae* (Benth.) Epling (Turner, 2008), *Scorodoniae* Epling (Turner, 2009), *Iodanthae* Epling, *Polystachyae* Epling y *Purpureae* Epling (Bedolla-García, 2012), *Lavanduloides* Epling (Fragoso, 2014) y *Membranaceae* (Benth.) Epling (González, 2014).

En el presente trabajo se contribuye al conocimiento taxonómico de *Calosphace*, con la revisión y evaluación de la sección mexicana *Scorodoniae*, en la cual, aunque Turner (2009) realizó una breve discusión de la sección e incorporó en ésta a *Salvia periconia* B.L. Turner y *Salvia tenorioi* Ramamoorthy ex B.L. Turner, la delimitación e identificación de *Scorodoniae* y sus especies no fueron totalmente esclarecidas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se revisaron 460 ejemplares depositados en los herbarios EBUM, ENCB, IEB, MEXU y UAMIZ. La identificación se realizó utilizando las principales claves y tratamientos (Epling, 1939, 1940, 1941; Standley y Williams, 1973; Turner, 2009; Rzedowski et al., 2010). Adicionalmente se consultaron los protólogos de todas las especies (Lagasca, 1816; Lamark y Poiret, 1817; Bentham, 1836; Sessé y Mociño, 1894; Fernald, 1900, 1901; Brandegee, 1908; Fernald, 1910; Standley y Williams, 1973; Turner, 2009) y se observaron ejemplares tipo en JSTOR Global Plants (JSTOR, 2000-2016).

Finalmente se realizaron mapas de distribución de las especies, utilizando la información de las etiquetas de colecta; se georreferenciaron los ejemplares. En los casos en que la etiqueta no presentaba información de latitud y longitud se utilizó Google Maps (Google, s.f.)



obteniendo las coordenadas a partir de la localidad citada. Los mapas se generaron en DIVA-GIS versión 7.5 (Hijmans, 2012).

Historia taxonómica de la sección

Scorodoniae

La historia de *Scorodoniae* comienza en el siglo XIX con la descripción de *Salvia melissodora* Lag. (Lagasca, 1816) y *S. scorodoniaefolia* Desf. ex Poir. (Lamarck y Poiret, 1817). Benthams (1836) realiza el primer trabajo de recopilación para *Salvia* en el que describe dentro de su sección *Calosphace* subsección *Brachyanthae* a *S. breviflora* Moc. & Sessé ex Benth., *S. fruticulosa* Benth. y *S. keerlii* Benth., además, considera como sinónimo de *S. scorodonia* Desf. ex Poir. a *S. melissodora*.

Fernald (1900) describe tres nuevas especies: *S. aequidistans* Fernald, *S. konzatti* Fernald, *S. nelsonii* Fernald y una variedad, *S. scorodoniaefolia* var. *crenaea* Fernald. Adicionalmente distingue series dentro de la sección *Brachyanthae* de Benthams, ubicando las especies en *Brachyanthae* serie *Scorodoniae*, con excepción de *S. breviflora* en la serie *Vulgares* (Cuadro 1). Posteriormente describe a *S. albicans* Fernald, *S. dugesii* Fernald, *S. gonzalezii* Fernald, *S. rupicola* Fernald y *S. tepicensis* Fernald y las ubica en *Brachyanthae* serie *Scorodoniae*. La última especie del grupo, *S. ramosa* Brandegees, fue descrita en 1908 y ubicada por Fernald (1910) en *Brachyanthae* serie *Scorodoniae*.

En su revisión de *Calosphace* Epling (1939) asciende la sección de Benthams a subgénero. En su clasificación seccional crea y delimita la sección *Scorodoniae* con 12 especies incluyendo cuatro nuevas: *S. occidua* Epling, *S. paupercula* Epling, *S. reducta* Epling y *S. variana* Epling. Considera como sinónimos de *S. breviflora* a *S. albicans* y *S. nelsonii*; en *S. pannosa* Fernald considera sinónimo a *S. gonzalezii* Fernald; como sinónimo de *S. melissodora* a *S. dugesii*, *S. microphylla* Sessé et Moc. (non *Salvia microphylla* Kunth.), *S. scorodonia* Benth., *S. scorodoniaefolia* y *S. scorodoniaefolia* var. *crenaea*; finalmente *S. scorodoniaefolia* var. *subsessilis* Benth. es ubicada como sinónimo de *S. tepicensis*.

En la publicación de Epling (1939) un aparente error de imprenta omite en el nombre de la sección la “e” de *Scorodoniae* nombrándola “*Scorodonia*”. Este error se ha replicado en trabajos posteriores; sin embargo, de acuerdo con el artículo 60.1 del Código Internacional de Nomenclatura Botánica (McNeill et al., 2012) la tipografía correcta para la sección debe ser “*Scorodoniae*”.

Posteriormente, Epling (1941) incorpora a *Scorodoniae* las especies que había clasificado en la sección *Uricae* (Epling, 1939): *Salvia amarissima* Ortega y *S. urica* Epling. Hasta ese momento la sección incluía solo especies mexicanas, con la excepción de *S. reducta* cuya distribución llega hasta Guatemala; sin embargo, en la Flora de Guatemala (Standley y Williams, 1973) se considera que *Salvia reducta* es sinónimo de *S. polystachia* Cav., quedando *Scorodoniae* como sección endémica a México. Turner (2009) incorpora en *Scorodoniae* tres nuevas especies: *S. boegei* Ramamoorthy (1984b), *S. periconia* y *S. tenorioi*, además incluye a *S. ramosa* como sinónimo de *S. variana* y excluye de *Scorodoniae* a *S. amarissima* y *S. urica* (previamente *Uricae*). Recientemente se describió una nueva especie para *Scorodoniae*, *Salvia evadens* J.G. González y Art. Castro (González y Castro, 2016).

RESULTADOS

Morfología

El hábito de la mayoría de las especies de la sección *Scorodoniae* es arbustivo, de 0.5 hasta 3.5 m. de altura, ocasionalmente herbáceo perenne (*S. evadens*, *S. periconia* y *S. occidua*).

La presencia de tricomas simples, glandular-capitados y dendríticos en órganos vegetativos y reproductivos (Fig. 1) ayuda a reconocer a las especies de *Scorodoniae*. Los tricomas dendríticos varían en la longitud de las ramas laterales respecto a la principal; los dendríticos largos con ramas laterales de casi 1/2 del largo de la rama principal, en *S. dugesii*, *S. paupercula*, *S. ramosa* y *S. variana* (Fig. 1I) y los dendríticos cortos de *S. fruticulosa* (Fig. 1J) que presentan ramas laterales de 1/4 del largo de la rama principal.

Cuadro 1: Cronología de la clasificación de las especies *Salvia* sección *Scorodoniae*.

Bentham (1833-1836)	Fernald (1900 y 1910)	Epling (1939)	Epling (1941)	Turner (2009)	Este trabajo
Género <i>Salvia</i>	Género <i>Salvia</i>	Género <i>Salvia</i>	Género <i>Salvia</i>	Género <i>Salvia</i>	Género <i>Salvia</i>
Subg. <i>Calosphace</i>	Secc. <i>Calosphace</i>	Subg. <i>Calosphace</i>	Subg. <i>Calosphace</i>	Subg. <i>Calosphace</i>	Subg. <i>Calosphace</i>
Secc. <i>Calosphace</i>	Subsecc. <i>Brachyanthae</i>	Secc. <i>Scorodoniae</i>	Secc. <i>Scorodoniae</i>	Secc. <i>Scorodoniae</i>	Secc. <i>Scorodoniae</i>
Subsecc. <i>Brachyanthae</i>	§ <i>Scorodoniae</i> Fernald	<i>S. aequidistans</i> Fernald	<i>S. aequidistans</i> Fernald	<i>S. aequidistans</i> Fernald	<i>S. aequidistans</i> Fernald
<i>S. breviflora</i> Moc. y Sessé ex Benth.	<i>S. aequidistans</i> Fernald	<i>S. breviflora</i> Moc. y Sessé ex Benth.	<i>S. amarissima</i> Ortega	<i>S. boegei</i> Ramamoorthy	= <i>S. tepicensis</i> Fernald
<i>S. fruticulosa</i> Benth.	<i>S. conzatti</i> Fernald	= <i>S. nelsonii</i> Fernald	<i>S. melissodora</i> Lag.	<i>S. breviflora</i> Moc. y Sessé ex Benth.	= <i>S. scorodoniaefolia</i> var. <i>subsessilis</i> Benth.
<i>S. keerlii</i> Benth.	<i>S. fruticulosa</i> Benth.	= <i>S. albicans</i> Fernald	= <i>S. scorodoniaefolia</i> Desf. ex Poir.	= <i>S. nelsonii</i> Fernald	<i>S. boegei</i> Ramamoorthy
<i>S. melissodora</i> Lag.	<i>S. gonzalezii</i> Fernald	<i>S. melissodora</i> Lag.	= <i>S. scorodoniaefolia</i> var. <i>crenaea</i> Fernald	= <i>S. albicans</i> Fernald	<i>S. breviflora</i> Moc. y Sessé ex Benth.
<i>S. microphylla</i> Sessé and Moc.	<i>S. keerlii</i> Benth.	= <i>S. scorodoniaefolia</i> Desf. ex Poir.	= <i>S. dugesii</i> Fernald	<i>S. keerlii</i> Benth.	= <i>S. nelsonii</i> Fernald
<i>S. scorodoniaefolia</i> Desf. ex Poir.	<i>S. microphylla</i> Sessé and Moc.	= <i>S. scorodoniaefolia</i> var. <i>crenaea</i> Fernald	<i>S. keerlii</i> Benth.	<i>S. melissodora</i> Lag.	= <i>S. albicans</i> Fernald
	<i>S. nelsonii</i> Fernald	<i>Crenaea</i> Fernald	<i>S. breviflora</i> Moc. y Sessé ex Benth.	= <i>S. scorodoniaefolia</i> Desf. ex Poir.	<i>S. dugesii</i> Fernald
	<i>S. pannosa</i> Fernald	= <i>S. dugesii</i> Fernald	= <i>S. nelsonii</i> Fernald	= <i>S. scorodoniaefolia</i> var. <i>crenaea</i> Fernald	<i>S. evadens</i> J. González y Art. Castro
	<i>S. ramosa</i> Bandege	<i>S. keerlii</i> Benth.	= <i>S. albicans</i> Fernald	= <i>S. dugesii</i> Fernald	<i>S. fruticulosa</i> Benth.
	<i>S. rupicola</i> Fernald	<i>S. occidua</i> Epling	<i>S. pannosa</i> Fernald	<i>S. occidua</i> Epling	= <i>S. conzatti</i> Fernald
	<i>S. scorodoniae</i> Desf. ex Poir.	<i>S. pannosa</i> Fernald	= <i>S. gonzalezii</i> Fernald	<i>S. pannosa</i> Fernald	<i>S. gonzalezii</i> Fernald
	= <i>S. melissodora</i> Lag.	= <i>S. gonzalezii</i> Fernald	<i>S. ramosa</i> Bandege	= <i>S. gonzalezii</i> Fernald	<i>S. keerlii</i> Benth.
	<i>S. scorodoniaefolia</i> var. <i>crenaea</i> Fernald	<i>S. paupercula</i> Epling	<i>S. rupicola</i> Fernald	<i>S. paupercula</i> Epling	<i>S. melissodora</i> Lag.
	<i>S. scorodoniaefolia</i> var. <i>subsessilis</i> Benth.	<i>S. ramosa</i> Bandege	<i>S. tepicensis</i> Fernald	<i>S. periconia</i> B. L. Turner	= <i>S. scorodoniaefolia</i> Desf. ex Poir.
	<i>S. tepicensis</i> Fernald	<i>S. rupicola</i> Fernald	= <i>Salvia scorodoniaefolia</i> var. <i>subsessilis</i> Benth.	<i>S. ramosa</i> Bandege	= <i>S. scorodoniaefolia</i> var. <i>crenaea</i> Fernald
	Secc. <i>Calosphace</i>	<i>S. tepicensis</i> Fernald	<i>S. urica</i> Epling	= <i>S. variana</i> Epling	= <i>S. rupicola</i> Fernald
	Subsecc. <i>Brachyanthae</i>	= <i>Salvia scorodoniaefolia</i> var. <i>subsessilis</i> Benth.	<i>S. occidua</i> Epling	<i>S. rupicola</i> Fernald	<i>S. occidua</i> Epling
	§ <i>Vulgares</i>	<i>S. variana</i> Epling	<i>S. paupercula</i> Epling	<i>S. tenorioi</i> Ramamoorthy ex B. L. Turner	<i>S. pannosa</i> Fernald
	<i>S. breviflora</i> Moc. y Sessé ex Benth.	Secc. <i>Tomentellae</i>	<i>S. reducta</i> Epling	<i>S. tepicensis</i> Fernald	<i>S. paupercula</i> Epling
	Secc. <i>Calosphace</i>	<i>S. fruticulosa</i> Benth.	<i>S. variana</i> Epling	= <i>Salvia scorodoniaefolia</i> var. <i>subsessilis</i> Benth.	<i>S. periconia</i> B. L. Turner
	Subsecc. <i>Macrostachyae</i>	= <i>S. conzatti</i> Fernald	Secc. <i>Tomentellae</i>	Secc. <i>Uricae</i>	<i>S. ramosa</i> Bandege
	<i>S. albicans</i> Fernald	Secc. <i>Uricae</i>	<i>S. fruticulosa</i> Benth.	<i>S. amarissima</i> Ortega	<i>S. tenorioi</i> Ramamoorthy ex B. L. Turner
		<i>S. amarissima</i> Ortega	= <i>S. conzatti</i> Fernald	<i>S. urica</i> Epling	<i>S. variana</i> Epling
		<i>S. urica</i> Epling			Secc. <i>Uricae</i>
					<i>S. amarissima</i> Ortega
					<i>S. urica</i> Epling

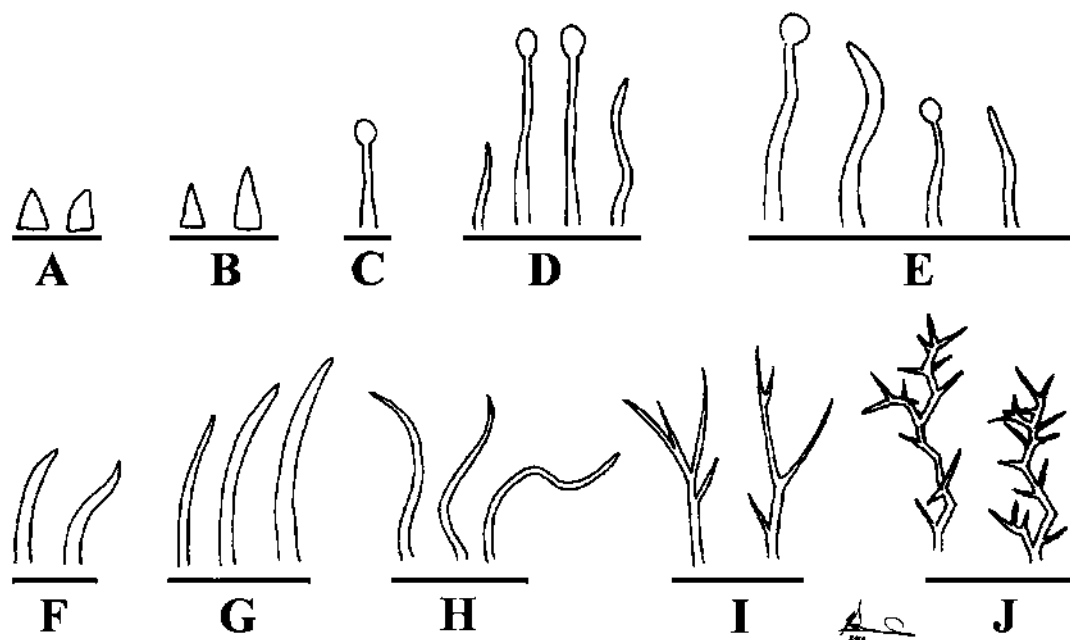


Figura 1: Forma de los tricomas del cáliz de *Salvia* L. sección *Scorodoniae*: A. *S. periconia* B.L. Turner; B. *S. pannosa* Fernald; C. *S. evadens* J.G. González & Art. Castro; D. *S. paupercula* Epling y *S. tenorioi* Ramamoorthy ex B.L. Turner; E. *S. aequidistans* Fernald y *S. gonzalezii* Fernald; F. *S. melissodora* Lag.; G. *S. occidua* Epling; H. *S. keerlii* Benth.; I. *S. breviflora* Moc. & Sessé y *S. boegei* Ramamoorthy; J. *S. dugesii* Fernald, *S. ramosa* Brandegee y *S. variana* Epling; K. *S. fruticulosa* Benth. Ilustrado por José Manuel Ramírez Amezcua.

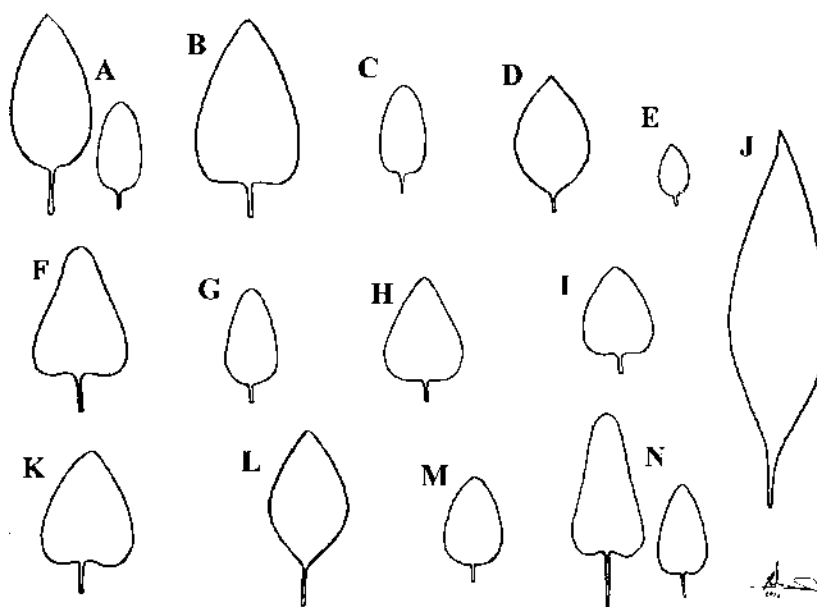


Figura 2: Forma de la lámina foliar de *Salvia* L. sección *Scorodoniae*: A. *S. fruticulosa* Benth.; B. *S. dugesii* Fernald; C. *S. paupercula* Epling; D. *S. boegei* Ramamoorthy; E. *S. tenorioi* Ramamoorthy ex B.L. Turner; F. *S. periconia* B.L. Turner; G. *S. ramosa* Brandegee; H. *S. gonzalezii* Fernald y *S. variana* Epling; I. *S. evadens* J.G. González & Art. Castro y *S. melissodora* Lag.; J. *S. occidua* Epling; K. *S. keerlii* Benth.; L. *S. breviflora* Moc. & Sessé; M. *S. aequidistans* Fernald; N. *S. pannosa* Fernald. Las inflorescencias son indefinidas, en racimos o panículas, espiciformes, de 3 a 30 cm de largo, con verticilastros a lo largo del raquis, distanciados 2 a 33 mm en la parte media, de 2 a 12 flores pediceladas. Las brácteas en las especies de *Scorodoniae* son pronto deciduas, ovadas o acuminadas, con el margen entero. Ilustrado por José Manuel Ramírez Amezcua.

Los tallos son ramificados, cuando jóvenes presentan tricomas simples, glandular-capitados o dendríticos, conforme maduran las ramas comienzan a ser glabrescentes. La longitud de los tricomas normalmente es de 0.1 a 0.6 mm, encontrándose los más largos en *S. periconia* (0.6 mm) y ocasionalmente en *S. keerlii* (0.4 a 0.6 mm).

Las láminas foliares se caracterizan por presentar el haz bullado-rugoso, margen aserrado y ápice agudo (*S. boegei*, *S. breviflora*, *S. fruticulosa*, *S. melissodora*, *S. occidua* y *S. periconia*), agudo a obtuso (*S. aequidistans*, *S. dugesii*, *S. gonzalesii*, *S. evadens*, *S. keerlii*, *S. pannosa*, *S. ramosa*, *S. tenorioi* y *S. variana*) o siempre obtuso en *S. paupercula*. La forma de la lámina foliar es deltoide, ova-da a ovado-lanceolada y lanceolada elíptica únicamente en *S. occidua*; la base de la lámina generalmente es cordada, con algunas láminas truncas o redondeadas y cuneada en *S. breviflora*, *S. fruticulosa* y *S. occidua*. La longitud de la lámina foliar es de 0.5 a 12 cm de largo y 0.5 a 4.5 cm de ancho; en *S. occidua* se encuentran las más largas (8 a 12 cm), y las más cortas en *S. gonzalezii* (1 a 2.2 cm), *S. paupercula* (1.5 a 2 cm) y *S. tenorioi* (0.6 a 2 cm). El peciolo es de 2 a 40 mm de largo, con los más cortos en *S. paupercula* (1 a 8 mm), *S. occidua* (5 a 7 mm) y *S. gonzalezii* (5.5-10 mm), y los más largos de 15 a 40 mm en *S. keerlii*, *S. melissodora*, *S. pannosa* y *S. periconia* (Fig. 2).

Flores bilabiadas con pedicelo, corolas generalmente de color azul a morado, blancas en *S. occidua* y *S. periconia*, ocasionalmente también en *S. breviflora* y

S. pannosa; amarillo-rojizas en *S. tenorioi* y rosa a guinda en *S. variana*. Flores de 6 a 23 mm de largo, la mayor variación en la longitud de la flor se encuentra en *S. melissodora* (6 a 18 mm) y *S. dugesii* (5 a 15 mm); *S. ramosa* presenta las flores más pequeñas (6.5 a 8 mm), mientras que las de *S. periconia* (16 mm) y *S. evadens* (23mm) son las más grandes. El labio superior es galeado, en el dorso se presentan tricomas simples (*S. aequidistans*, *S. boegei*, *S. gonzalezii*, *S. keerlii*, *S. occidua*, *S. pannosa*, *S. periconia*), glandular-capitados (*S. dugesii*, *S. melissodora*, *S. tenorioi*) y dendríticos (*S. fruticulosa*, *S. ramosa*), en *S. variana* se pueden encontrar tricomas simples y glandular-capitados a la vez; el labio inferior

es trilobado, generalmente más largo que el superior y ocasionalmente son subiguales. Al interior del tubo de la corola generalmente se encuentran de 2 a 4 papilas excepto en *S. evadens*, *S. keerlii*, *S. pannosa* y *S. periconia* que carecen de papilas.

Cálices tubulares a campanulados, de 3.5 a 11 mm de largo, los más largos se encuentran en *S. evadens* (7 a 7.6 mm) y *S. periconia* (8 a 11 mm); lóbulos obtusos o ligeramente agudos, el lóbulo superior entero con 5 a 7 venas, el lóbulo inferior bifido, la mayoría de las especies con pubescencia vilosa, algunas canescente (*S. boegei*, *S. breviflora* y *S. fruticulosa*) y glabrescente (*S. gonzalezii* y *S. pannosa*); con tricomas simples (*S. boegei*, *S. breviflora*, *S. keerlii*, *S. occidua*, *S. paupercula* y *S. periconia*), glandular-capitados (*S. tenorioi*), simples y/o glandular-capitados (*S. aequidistans*, *S. gonzalezii*, *S. melissodora* y *S. pannosa*) o dendríticos (*S. dugesii*, *S. fruticulosa*, *S. ramosa* y *S. variana*) (Fig. 1).

Androceo con dos estambres fértiles, anteras elip-soides, dorsifijas y monotecas, dispuestos en la parte anterior de la corola, veccinario con un diente retrorso y dos estaminodios en el interior del tubo de la corola. El gineceo está constituido por un estilo barbado, formando dos ramas estigmáticas, la rama posterior de casi el doble de largo que la anterior, ginobásico, ovario tetralobulado, tetralocular y tetraovulado. Mericarpos ovoides, 1 a 3.5 mm de largo por 0.8 a 2 mm de ancho, marrones claro, lisos, glabros.

Distribución y fenología

Las especies de *Scorodoniae* se distribuyen en cinco de las regiones fisiográficas de México *sensu* Rzedowski (1978); Sierra Madre Occidental, Faja Volcánica Transmexicana, Sierra Madre Oriental, Altiplano Mexicano y Sierra Madre del Sur (Fig. 3). En altitudes de 1500 a 2500 m, excepto *S. aequidistans* (200 a 1400 m), *S. evadens* (1150 a 1400 m), *S. gonzalezii* (1200 a 1400 m) y *S. occidua* (200 a 900 m), que se encuentran a menor altitud que las demás especies, mientras que a mayor altitud se localizan *S. pannosa* y *S. keerlii*, alcanzando los 2900 y 3100 m respectivamente (Fig. 4).

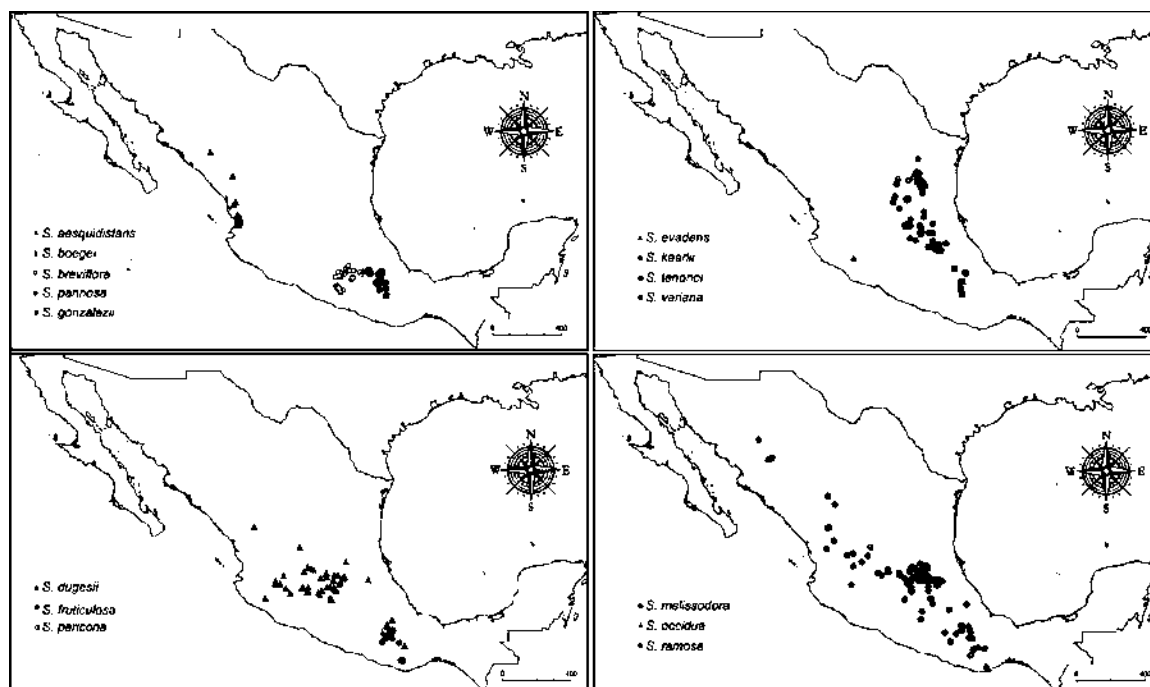


Figura 3: Distribución de las especies de *Salvia* L. sección *Scorodoniae*.

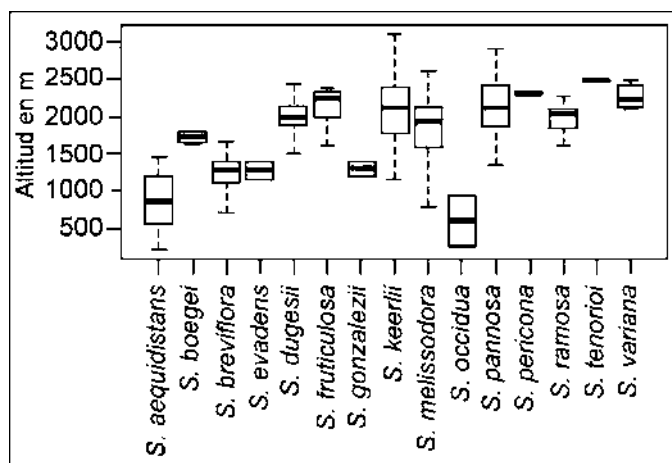


Figura 4: Rango altitudinal de distribución de las especies de *Salvia* L. sección *Scorodoniae*.

De las 16 especies, 13 habitan en matorral xerófilo o bosque tropical caducifolio, aunque también se distribuyen en otros tipos de vegetación, como los bosques templados de *Juniperus*, *Pinus*, *Quercus*, *Pinus-Juniperus*, *Pinus-Quercus*, *Quercus-Juniperus* o en pastizales secundarios.

Salvia evadens es exclusiva de encinares, *S. breviflora* es endémica del bosque tropical caducifolio y *S. periconia* se restringe al matorral xerófilo. Las especies que habitan en bosques templados, además del matorral xerófilo son *S. aequidistans*, *S. dugesii*, *S. fruticulosa*, *S. keerlii*, *S. melissodora*, *S. periconia*, *S. ramosa*, *S. tenorioi* y *S. variana*. Algunas especies como *S. pannosa*, *S. periconia* y *S. variana* habitan también en ecotono entre el bosque de *Quercus* y el matorral xerófilo. Finalmente *S. dugesii* y *S. melissodora* también se pueden encontrar en bosques de *Quercus* muy perturbados o en pastizales secundarios.

Las especies *S. aequidistans*, *S. dugesii*, *S. keerlii* y *S. melissodora* muestran un rango de distribución amplio en la República. *Salvia aequidistans* se encuentra en la Sierra Madre Occidental, desde el Noroeste de Durango hasta Nayarit, mientras que *S. dugesii* se distribuye en el Altiplano Mexicano, sobre la Faja Volcánica Transmexicana y en Oaxaca en la Sierra Madre del Sur. Por su parte, *S. keerlii* habita en la Sierra Madre Oriental y el Altiplano Mexicano, desde el Sur de Monterrey hasta Hidalgo. La especie de *Scorodoniae* con más am-

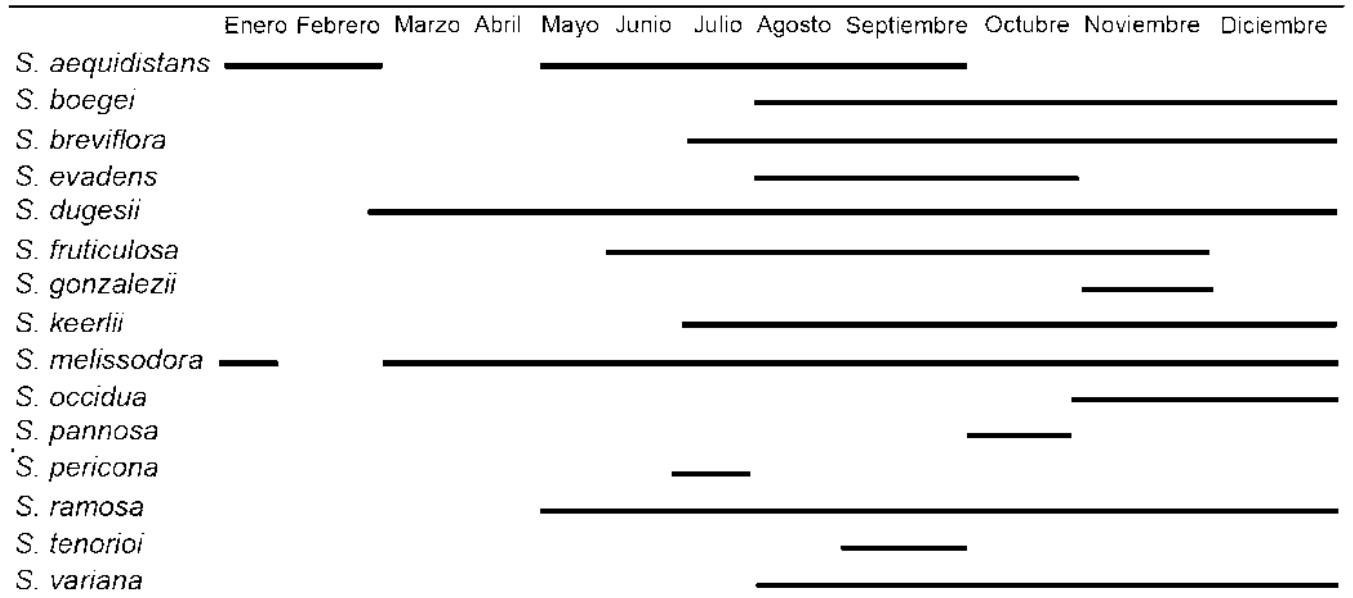


Figura 5: Meses de floración de las especies de *Salvia* L. sección *Scorodoniae*.

plia distribución es *S. melissodora*, desde el suroeste de Chihuahua hasta Oaxaca; en la Sierra Madre Occidental, el Altiplano, la Faja Volcánica Transmexicana y la Sierra Madre del Sur. El resto de las *Scorodoniae* presentan distribución restringida con alto nivel de endemismo (Fig. 3).

Las especies de la sección *Scorodoniae* florecen principalmente durante la temporada de lluvias de julio a diciembre (Fig. 5). La única especie que se ha visto con flores en los meses de enero y febrero es *S. aequidistans*.

Taxonomía

Salvia secc. *Scorodoniae* Epling, Regni Veg. Beih. 110: 166. 1939, descripción enmendada. TIPO: *Salvia melissodora* Lag. Gen. Sp. Pl. 2. 1816. *M. Sessé y Lacas-ta* y *J. M. Mociño s.n.* (lectotipo: G!)

Arbustos, a veces subarborescentes, rara vez hierbas perennes; el cuerpo vegetativo e inflorescencia cubiertos por tricomas simples, glandular-capitados o dendríticos; lámina foliar generalmente deltoide, ovada, ovado-lanceolada a ovado-oblonga, rara vez lanceolada, lanceolado-elíptica

y ocasionalmente orbicular, haz frecuentemente bullado-rugoso, verde, envés verde claro o canescente; inflorescencias indefinidas, en racimo o panícula, espiciformes, 3-30 cm de largo, con verticilastros a lo largo del raquis, de apariencia compacta o laxa, cada verticilastro presenta por lo general 6-12 flores pediceladas; brácteas pronto deciduas, rara vez subpersistentes; cáliz tubular a campanulado, con labios caudados; el superior más largo que el inferior o ambos cortos, pubescencia vilosa, canescente y ocasionalmente glabrescente, con tricomas simples, glandular-capitados o dendríticos, el superior con 5-7 venas; corola azul a morada o blanca, rara vez amarilla, rojiza, rosa o guinda, simpétala y bilabiada, 6-23 mm de largo; tubo ventricoso, con frecuencia adornado cerca de la base, en la parte interna, con dos a cuatro papilas, rara vez desnudo, labio superior más corto, en raras ocasiones subiguales y cubriendo a los estambres; androceo con dos estambres fértiles, anteras elipsoides, dorsifijas y monotecas, dispuestos en la parte anterior de la corola, veccinario con un diente retrorso y dos estaminodios en el interior del tubo de la corola; gineceo con estilo bifido, barbado, ginobásico, ovario tetralobulado, tetralocular y tetraovulado; mericarpos ovoides, marrón claro.



Clave para la identificación de *Salvia* sección *Scorodoniae*

- 1a. Indumento del cáliz con tricomas simples y/o glandular-capitados..... 2
- 1b. Indumento del cáliz con tricomas dendríticos 13
- 2a. Tricomas del cáliz glandular-capitados 3
- 2b. Tricomas del cáliz no glandular-capitados 9
- 3a. Corola blanca o azul a morada..... 4
- 3b. Corola amarilla a rojiza *S. tenorioi*
- 4a. Lámina foliar discolora, el envés canescente, con pubescencia densa que cubre toda la superficie..... 5
- 4b. Lámina foliar concolora, el envés glabrescente o tomentuloso, la pubescencia no cubre completamente la superficie..... 6
- 5a. Lámina foliar ovado-lanceolada a lanceolada, 1.5 a 4.5 cm de largo *S. pannosa*
- 5b. Lámina foliar deltoide a ovada, 1 a 2.2 cm de largo ... *S. gonzalezii*
- 6a. Con tricomas glandular-capitados en el margen del labio superior de la corola..... 7
- 6b. Sin tricomas glandular-capitados en el margen del labio superior de la corola..... 8
- 7a. Peciolo cortos de 1 a 8 mm de largo *S. pauperula*
- 7b. Peciolo largos de 9 a 12 mm de largo *S. melissodora*
- 8a. Flor de longitud menor de 15 mm..... *S. aequidistans*
- 8b. Flor de longitud mayor de 15 mm..... *S. evadens*
- 9a. Lámina foliar concolora, base cuneada 10
- 9b. Lámina foliar discolora, base cordada, truncada o redondeada..... 12
- 10a. Lámina foliar lanceolado-elíptica, de más de 8 cm de largo *S. occidua*
- 10b. Lámina foliar ovada a redondeada, de menos de 7 cm de largo 11
- 11a. Lámina foliar de longitud mayor de 4.5 cm..... *S. breviflora*
- 11b. Lámina foliar de longitud menor de 4.5 cm..... *S. boegei*
- 12a. Flores blancas, lámina foliar con envés densamente canescente *S. periconia*
- 12b. Flores azules o moradas, lámina foliar con envés viloso *S. keerlii*

- 13a. El dorso del labio superior de la corola con tricomas dendríticos..... 14
- 13b. El dorso del labio superior de la corola sin tricomas dendríticos..... 15
- 14a. Cáliz con tricomas dendríticos de 0.1 a 0.3 mm de largo, con glándulas sésiles rojizas *S. fruticulosa*
- 14b. Cáliz con tricomas dendríticos de 0.3 a 0.8 mm de largo, sin glándulas sésiles rojizas..... *S. ramosa*
- 15a. Envés de la lámina foliar viloso *S. dugesii*
- 15b. Envés de la lámina foliar densamente canescente..... *S. variana*

- 1) *Salvia aequidistans* Fernald, Proc. Amer. Acad. Arts Sci. 35(25): 512. 1900. TIPO: MÉXICO. Sinaloa, entre Rosario y Colomas, *J. N. Rose 1609* (holotipo: GH!, isotipos: K!, MEXU!, NY!, US!) = *Salvia scorodoniaefolia* var. *subsessilis* Benth., Prodr. (DC). 12: 316. 1848. TIPO: MÉXICO. Colima, Manzanillo, *A. Barclay s.n.* (holotipo: K!) = *Salvia tepicensis* Fernald, Proc. Amer. Acad. Arts Sci. 45: 420. 1910. TIPO: MÉXICO. Nayarit, Tepic, *E. Palmer 1984* (holotipo: GH!, K, isotipos: ARIZ!, CAS!, F!, P!), *syn. nov.*

Plantas arbustivas, de 0.5-1 m de alto; tallos poco ramificados, entrenudos 3-8 cm, vilosos cuando jóvenes, con tricomas simples y/o glandular-capitados, 0.2-0.9 mm de largo, glabrescente en la madurez; peciolo 2-7.5 mm de largo, viloso, con tricomas simples, glandular-capitados o ambos, algunos cortos, 0.2-0.4 mm, otros largos, 0.5-0.9 mm; lámina foliar concolora, deltoide a ovada, 1.4-3.5 cm de largo, 1.2-2.7 cm de ancho, ápice agudo a obtuso, base truncada, redondeada, rara vez cordada, margen aserrado, haz bullado-rugoso, viloso a glabrescente, con tricomas simples, (0.2)0.5-1 mm de largo, envés viloso a glabrescente, con tricomas simples cortos y largos, 0.2-0.5 mm, ocasionalmente con tricomas glandular-capitados, particularmente en el margen; inflorescencia indefinida en racimo terminal, 6-33 cm de largo, con verticilastros a lo largo del raquis, distanciados 10-28 mm en la parte media, con 6-10 flores, raquis viloso, con tricomas simples y glandular-capitados, 0.2-0.8 mm de largo; brácteas ova-

das, marrón claro, pronto deciduas, acuminadas, margen entero, 2.3-3.4 mm de largo, 1.4-2 mm de ancho, vilosas, con tricomas simples y glandular-capitados, 0.5 mm de largo; pedicelo 1.5-3.5 mm de largo, viloso, con tricomas simples y glandular-capitados, 0.1-0.5 mm de largo, ocasionalmente solo simples; cáliz tubular, 5-7 mm de largo, 3-4.5 mm de ancho, con labios caudados, el superior con 7 venas, viloso, con tricomas simples o glandular-capitados, 0.2-0.7 mm de largo, ocasionalmente ambos; corola azul a morada, 9-12 mm de largo; tubo ventricoso, 4.6-6.4 mm de largo, con 2 papilas en su interior; labio superior galeado, 2.7-4.6 mm de largo, viloso, en el dorso con tricomas simples, tricomas glandular-capitados en el margen del labio; el inferior trilobado, 4-8.5 mm de largo, más largo que el superior; androceo con anteras elipsoide, dorsifijas y monotecas, filamento 5.6-6.1 mm de largo, estaminodios 2; gineceo con estilo bifido, barbado, 8.5-9

mm de largo, rama anterior 0.6-0.8 mm de largo, rama posterior 2.7-3 mm de largo; mericarpos ovoides, 1-1.2 × 0.4-0.6 mm, marrones claro, lisos y glabros.

Distribución y ecología: Durango y Nayarit. Encinar arbustivo, bosque tropical caducifolio y en la ecotonía entre estos. Altitud 210 a 1460 m. Floración de mayo a febrero.

En este trabajo se considera a *S. tepicensis* como sinónimo de *S. aequidistans*. Epling (1939) distinguió a *S. aequidistans* por la pubescencia vilosa, con tricomas glandular-capitados en su cuerpo vegetativo y cálices, con distribución en Sinaloa, mientras que en *S. tepicensis* la pubescencia es hispida, con tricomas simples, y ocurre en Nayarit. De acuerdo con nuestras observaciones, hay individuos de Nayarit con tricomas glandular-capitados y pubescencia vilosa, con tricomas simples y glandular-capitados, es decir correspondientes a *S. aequidistans*. Por tal razón, se considera que son una sola especie, que a lo largo de su distribución muestra estos tipos de tricomas, sin un patrón geográfico específico.

Salvia aequidistans se puede confundir con *S. evadens* por su inflorescencia laxa y la pubescencia del cuer-

po vegetativo; sin embargo, se distinguen por el tamaño de las flores, en *S. aequidistans* las flores son más pequeñas (9-12 mm), mientras que *S. evadens* tiene flores más grandes (17.7-23 mm).

Material examinado. MÉXICO. Durango, municipio Canales, 3 km de Canales, 2.VIII.1990, O. Bravo B. 1094 (IEB). Municipio El Salto, 8 km al E de Palmito, carretera Mazatlán - Durango, 10.III.1985, P. Tenorio L. 8231 (MEXU). Municipio Pueblo Nuevo, between Coyotes and Llano Grande along Mexican highway 40 between Mazatlán and Durango, 24.VIII.1986, D. E. Breedlove 63092 (MEXU). Nayarit, municipio Acaponeta, 3.3 km al SO de La Mesa de Pedro y Pablo, 12.IX.1989, O. Téllez V. 12025 (MEXU); 1 mi SW of intersection of San Blas road with Tepic - Mazatlán road, 25.VI.1972, G. L. Webster 17094 (MEXU). Municipio Compostela, camino de Compostela hacia Tepic entre el km 11 y 13, 30.X.2014, E. I. Olvera M. 22 (EBUM); La Mesilla, 40 km al S de Compostela, 22.VIII.1984, R. Hernández M. 9697 (MEXU); 11 km al SO de Compostela, camino a Mazatlán, 16.I.1988, O. Téllez V. 11221 (MEXU); 25 km by road S of Tepic, along road between Tepic and Compostela, 18.X.1970, G. L. Webster 15738 (MEXU). Municipio Escuinapa, route 15, ca. 88 km SE of Escuinapa, just N, 12.VII.1966, R. W. Cruden 1049 (MEXU). Municipio Tepic, 1 km al SO de El Cuarenteño, camino a El Cora, o 4 km al N del entronque del camino El Cora - Palapitas, 16.V.1994, G. Flores F. 3465 (MEXU); 3 km al NO de Cuauhtémoc, 11.II.1992, A. Benítez P. 3715 (MEXU); km 4 de la carretera a San Blas, del entronque con la carretera Tepic - Mazatlán, 6.VIII.1987, O. Téllez V. 10719 (MEXU); 5 km al N de Tepic, 21. VI.1980, K. Neisiss s.n. (MEXU).

2) *Salvia boegei* Ramamoorthy, J. Arnold Arbor. 65: 137. 1984. TIPO: MÉXICO. Puebla, Puente de Dios Molcaxac, L. W. Boege 1933 (holotipo: MEXU!).

Plantas arbustivas, de 0.5-1.5 m de alto; tallos ramificados, entrenudos 2-5.5 cm, puberulentos cuando jóvenes, con tricomas simples, 0.1-0.2 mm de largo, glabrescentes en la ma-



durez; peciolo 3-11 mm de largo, tomentoso, con tricomas simples, 0.1-0.2 mm de largo; lámina foliar, concolora, ova-da, ocasionalmente orbicular, 2-4 cm de largo, 1-4 cm de ancho, ápice agudo, base cuneada, ocasionalmente redondeada, margen aserrado, haz bullado-rugoso, glabrescente, con tricomas simples, 0.1-0.2 mm de largo, envés glabrescente, con tricomas simples, 0.2 mm de largo; inflorescencia indefinida, con 1 o 3 racimos terminales, espiciformes, 6-17 cm de largo, con verticilastros a lo largo del raquis, distanciados 6-29 mm en la parte media, con 8-12 flores, raquis canescente, con tricomas simples, 0.1-0.4 mm de largo; brácteas ovadas, marrón claro, pronto deciduas, acuminadas, margen entero, 4-5 mm de largo, 2-3 mm de ancho, vilosas, con tricomas simples, 0.2-0.4 mm de largo; pedicelo 1.6-3.2 mm de largo, canescente, con tricomas simples, 0.2-0.4 mm de largo; cáliz tubular, 4-7 mm de largo, 2-4 mm de ancho, con labios caudados, el superior con 7 venas, indumento canescente, con tricomas simples, 0.4-0.8 mm de largo; corola azul a morada, 9-10 mm de largo; tubo ventricoso, 4-5 mm, con 2-4 papilas en su interior; labio superior galeado, 3.5-5

mm de largo, viloso, en el dorso con tricomas simples, glabro en el margen del labio; el inferior trilobado, 4-6 mm de largo, más largo que el superior; androceo con anteras elipsoides, dorsifijas y monotecas, filamento, 5.9-6.2 mm de largo, estaminodios 2; gineceo con estilo bifido, barbado, 9-9.2 mm de largo, rama anterior 1 mm de largo, rama posterior 1.5-2.1 mm de largo; mericarpos no vistos.

Distribución y ecología: Puebla. Bosque tropical caducifolio y matorral xerófilo. Altitud 1600 a 1800 m. Floración de agosto a diciembre.

Salvia boegei se puede confundir con *S. breviflora*; ambas presentan láminas foliares ovadas, indumento glabrescente en el cuerpo vegetativo, canescente en la inflorescencia y ocasionalmente también en el envés de la lámina foliar. Se distinguen por el largo de las láminas foliares, en *S. boegei* no exceden los 4 cm de largo, mientras que en *S. breviflora* llegan hasta 7 cm. Además, la pubescencia del cáliz presenta tricomas más largos en *S. boegei* (0.4-0.8 mm) que en *S. breviflora* (0.2-0.5 mm).

Material examinado. MÉXICO. Puebla, municipio Epatlán, km 10 de la brecha que va de Epatlán a Huehuetlán, 10.IX.1983, R. Medina L. 704 (MEXU). Municipio Huatlatlauaca, la barranca de Tentzo, 12 km al O de Molcaxac, carretera a Huatlatlauaca, 22.X.1986, P. Tenorio L. 12188 (ENCB, MEXU). Municipio Huehuetlán el Grande, alrededores de Santa Ana Otzolotepec, 23.XII.1982, R. Medina L. 509 (MEXU). Municipio Molcaxac, lomas de la Sierra Tentzo, frente a la cañada de Zoquiac (6 km de Molcaxac), 28.X.1983, R. Medina L. 744 (MEXU); Puente de Dios, al NO de Molcaxac, 23.VIII.1984, P. Tenorio L. 7092 (MEXU); rancho San Antonio, 10 km al NO de Molcaxac, brecha a Huatlatlauaca, 15.X.1984, P. Tenorio L. 7668 (MEXU). Municipio San Juan Atzompa, San Juan Atzompa, 20.XII.1982, R. Medina L. 453 (MEXU, UAMIZ). Municipio Tepexi de Rodríguez, paraje Cuixosto, también conocido como Agua Chiquita, terrenos del Sr. Vicente Ramos Flores, cercanía al río Axa-milpa, 18.X.1999, E. Guizar N. 4720 (MEXU); 2 km en línea recta al NO de Tepexi de Rodríguez, 10.XI.1999, P. Carrillo R. 6549 (MEXU).

3) *Salvia breviflora* Moc. y Sessé. ex Benth., Labiat. Gen. Spec. 274. 1833. TIPO: MÉXICO. México, M. Sessé y Lacasta y J. M. Mociño 216 (holotipo: F!, isotipos: F!, MA!) = *Salvia albicans* Fernald, Proc. Amer. Acad. Arts Sci. 36: 501. 1901. TIPO: MÉXICO. Guerrero, Iguala, C. G. Pringle 8430 (holotipo: GH!, isotipos: BM!, CM!, HBG!, JE!, P!, R!, US!) = *Salvia nelsonii* Fernald, Proc. Amer. Acad. Arts Sci. 35(25): 527-528. 1900. TIPO: MÉXICO. Puebla, Acatlán, A. Nelson 2005 (holotipo: GH!, isotipo: US!).

Plantas arbustivas, de 0.5 a 3 m de alto; tallos ramificados, entrenudos 1-7 cm, puberulentos cuando jóvenes, con tricomas simples, 0.1-0.2 mm de largo, glabrescentes en la madurez; peciolo 3.5-20 mm de largo, tomentoso, con tricomas simples, 0.1-0.3 mm de largo; lámina foliar, concolora, ovada, ocasionalmente orbicular, 2-7 cm de largo, 1.4-4.2 cm de ancho, ápice agudo, base cuneada, ocasionalmente redondeada, margen aserrado, haz bulla-

do-rugoso, glabrescente, con tricomas simples, 0.1-0.2 mm de largo, envés glabrescente con tricomas simples, 0.2-0.4 mm de largo; inflorescencia indefinida, con 1 o 3 racimos terminales, espiciformes, 5-14 cm de largo, con verticilastros a lo largo del raquis, distanciados 6-20 mm en la parte media, con 8-12 flores, raquis canescente, con tricomas simples, 0.1-0.4 mm de largo; brácteas ovadas, marrón claro, pronto deciduas, acuminadas, margen entero, 4.5-13.5 mm de largo, 2.5-6.5 mm de ancho, canescentes, con tricomas simples, 0.2-0.4 mm de largo; pedicelo de 1-3.6 mm de largo, canescente, con tricomas simples de 0.1-0.5 mm de largo; cáliz tubular, 4.5-8 mm de largo, 2.5-5.5 mm de ancho, con labios caudados; el superior con 5-7 venas, canescente, con tricomas simples, 0.2-0.5 mm de largo; corola azul, morada o blanca, 7-12 mm de largo; tubo ventricoso, de (3)4.5-6 mm de largo, con 2-4 papilas en su interior; labio superior galeado, 3-7 mm de largo, viloso, en el dorso con tricomas simples y glabro en el margen del labio; el inferior trilobado, 3-7 mm de largo, más largo que el superior; androceo con anteras elipsoideas, dorsifijas y monotecas, filamento de 4.2-7 mm de largo, estaminodios 2; gineceo con estilo bifido, barbado, 8.2-11.2 mm de largo, rama anterior 0.7-1.1 mm de largo, rama posterior 1.4-2.5 mm de largo; mericarpos no vistos.

Distribución y ecología: Guerrero, Morelos y Puebla. Bosque tropical caducifolio. Altitud 1050 a 2100 m. Floración de julio a diciembre.

Usos: A esta especie se le conoce como Nah en Náhuatl o Becerrosiutle en Comancoapan, municipio de San Juan Tetelcingo, Guerrero. Se le utiliza picada sobre las heridas de becerros provocadas por murciélagos, para matar los gusanos que crecen en las mismas (A. Villa Kamel 457).

Salvia breviflora es parecida a *S. boegei*, véanse las diferencias morfológicas bajo *S. boegei*.

Material examinado. MÉXICO. Guerrero, municipio Buenavista de Cuéllar, Buenavista de Cuéllar,

10.X.1981, A. Ortega H. 88 (MEXU); camino empedrado a la antena de microondas del canal 13, km 19 al NE de Iguala, km 149 carretera de cuota México - Iguala, 28.XI.1986, A. Espejo 2764 (IEB); en la estación de Microondas de Cieneguilla, 11 km al SO de Buenavista de Cuéllar, 8.VI.1985, J. C. Soto N. 8917 (MEXU); paraje "La Tigra", 2.5 km al NO de San Pedro las Palmas, 6.X.1990, R. Razó 19 (MEXU). Municipio Chilpancingo de los Bravo, 1 km al NO de la desviación a Chichihualco, 23.VI.1990, J. C. Soto N. 13678 (MEXU); 1 km W of Chilpancingo, on the dirt road towards Amojileca; beyond Colonia Zapata, 11.VII.1987, O. Dorado 1732 (MEXU); 3 km de la carretera a Chichihualco, 17.IX.1976, E. Halbinger 398 (MEXU); Jalapa en el km 13.5 de carretera a Chichihualco, 5.X.1968, H. Kruse 2005 (IEB, MEXU); Joya del Zapote 6 km al O de la desviación a Chichihualco, la desviación está a 1.5 km al N de Chilpancingo, 24.VIII.1982, R. Torres C. 1141 (MEXU). Municipio Eduardo Neri, 2 km al SO de Xochipala, 15.VIII.1985, J. C. Soto N. 9842 (MEXU); 6 km al SO de Xochipala, 17.X.1983, J. C. Soto N. 5624 (MEXU); 34 km al NE de Filo de Caballo, camino a Xochipala, 8.IX.1983, E. Martínez S. 4310 (MEXU); 5 km al SO de Xochipala, camino a Filo de Caballo, 4.X.1988, E. Martínez S. 24059 (IEB); along the Milpillars - Atoyac road via Puerto del Gallo, 2.1 mi W of México highway 95 and 5 mi E of Xochipala, 15.X.1975, J. L. Reveal 4166 (MEXU); Amatitlán, 3.1 km al N, camino a Mazapa, 15.IX.1994, M. A. Monroy R. 452 (MEXU); el Palmar, 1 km al N, 14.V.1995, J. Calónico S. 1115 (MEXU); el Palmar, 1 km al N, 14.V.1994, J. Calónico S. 1126 (MEXU); loc. cit., 3.X.1994, J. Calónico S. 1438 (MEXU); en cañada del Zopilote, 11.VIII.1945, E. Hernández X. 2155 (MEXU); Mezcala, 14 km al SO, 21.VIII.1991, M. Luna F. 178 (MEXU); Mezcala, 15 km al SO, 10.IX.1993, M. Martínez G. 828 (MEXU); road above Canyon de Zopilote 8 km E of Xochipala on way to Filo del Caballo from Milpillars, 9.XI.1973, D. E. Breedlove 35987 (MEXU). Municipio Iguala de la Independencia, 11 km al N. de Iguala por la autopista a México, 26.X.1979, S. D. Koch 7974 (MEXU); along México highway 95 between Taxco and Iguala, 17 mi S of Taxco, on N facing slopes



adjacent to road, 16.X.1982, *K. Peterson* 777 (MEXU); Cañón de la Mano, entre los Amates y el Naranjo, 10 km al N de Iguala por el ferrocarril, cañón angosto con acantilados, 13.IX.1986, *C. Catalán H.* 104 (MEXU); Iguala - Taxco highway, 7.8 mi NE of Pemex station in Iguala and 8.2 mi SW of km 170 S of Taxco, 10.X.1959, *C. R. Bell* 17020 (MEXU). Municipio Leonardo Bravo, Leonardo Bravo, 10.XII.1997, *J. Calónico S.* 6928 (MEXU). Municipio Taxco de Alarcón, along México highway 95 between Taxco and Iguala, 17 mi S of Taxco, on N facing slopes adjacent to road, 16.X.1982, *K. Peterson* 6507 (IEB, MEXU); 14 mi S of Taxco, road to Iguala, 4.XI.1970, *G. L. Webster* 16217 (MEXU); 8 mi E of Taxco, 8.VIII.1976, *G. L. Webster* 20708 (MEXU); orilla del río Xóchitl, camino a Taxco, IX.1934, *E. Lyonnet* 953 (MEXU); en el arroyo, 13.IX.1981, *J. C. Soto N.* 3132 (MEXU); Iguala de la Independencia, San Juan de la Unión, 12.XI.2005, *L. Cervantes P.* 49 (MEXU). Municipio Teloloapan, along road to Teloloapan at km 37.5 from Iguala, 3.X.1980, *H. H. Iltis* 3089 (MEXU); Tepecoacuilco de Trujano, Comancoapan, San Juan Tetelcingo, 27.X.1990, *A. Villa K.* 457 (MEXU). Municipio Tetipac, 10 mi N of Taxco, 21.VIII.1947, *G. L. Webster* 924 (MEXU), 10 mi N of Taxco, 14.VIII.1953, *W. E. Manning* 531025 (MEXU). Municipio Tixtla de Guerrero, Atlaca, 24.VIII.1991, *V. Nandi P.* 73 (MEXU). Municipio Zumpango del Río, 2 km al O de Milpillas camino a Xochipala, 16.X.1983, *E. Martínez S.* 4884 (MEXU). Morelos, municipio Ajalpan, rocky, arid hill, 1 km W of Moyotepec on road to Tlaltizapán, 30.IX.1980, *H. H. Iltis* 3009 (MEXU). Municipio Atexcal, 12 km antes de Santa Catarina Tehuixtla, 5.X.1963, *A. Gómez P.* 1064 (MEXU). Municipio Jonacatepec, 1 km al N de Tlayca, 18.X.1986, *E. Cabrera C.* 12144 (MEXU); 3.7 km al S en desviación a Tlayca de la carretera Cuautla - Izúcar de Matamoros, 2.XI.2013, *S. Lara C.* 169 (EBUM). Municipio Tepoztlán, Tepoztlán, 12.X.1971, *L. W. Boege* 1997 (MEXU). Municipio Tlaltizapán, faldas del cerro de La Trinchera y Palmón Cuate, barranca honda, 13.X.1986, *E. Estrada* 1410 (MEXU). Municipio Xochiltepec, Xochiltepec, IX.1934, *E. Lyonnet* 955 (MEXU); loc. cit. Xochiltepec, XI.1933, *E. Lyonnet* 1083 (MEXU). Municipio Yautepec, Cañón de

Lobos, 26.X.1941, *F. Miranda* 1644 (MEXU); Cañón de Lobos, cerca de Yautepec, 19.IX.1954, *Gold* 696 (MEXU); colonia Amador Salazar (Cañón de Lobos), 9.XI.1984, *F. F. Gutiérrez M.* 506 (MEXU). Puebla, municipio Izúcar de Matamoros; Matamoros, 20.X.1942, *F. Miranda* 2212 (MEXU); puerto las Palmas, 32.2 km N of Tehuiztzingo on the road to Izúcar, 17.X.1985, *B. Bartholomew* 3004 (MEXU). Municipio Jolalpan, 2 km al N de San Pedro Las Palmas, 16.VII.1997, *R. Razó* 27A (IEB); 2 km al N de San Pedro las Palmas, 5.VII.1990, *R. Razó* 23 (IEB); cerro de Mitepec, ubicado al SO de Mitepec, 25.VII.1985, *E. Guizar N.* 102 (MEXU); Jolalpan 1.5 km al SO de San Pedro las Palmas, 15.IX.1990, *R. Razó* 24 (IEB).

4) *Salvia evadens* J. González y Castro, Nord. J. Bot. 34(4): 390-394. 2016. TIPO: MÉXICO. Jalisco, Sierra del Halo, *R. McVaugh* 16149 (holotipo: MICH!, isotipos: ENCB, IBUG). Descripción con base en la publicada por los autores González-Gallegos y Castro (2016) y observación de fotografías pro-vistas por el primero de sus autores.

Hierbas perennes, de 0.4-0.6 m de alto; tallos con pubescencia hirsuta, con tricomas glandular-capitados; peciolo (3)8-13 mm de largo, hirsuto; lámina foliar, concolora, deltoide a ovada, 1.9-4 cm de largo, 1.2-3 cm de ancho, ápice agudo a obtuso o redondeado, base truncada, redondeada, rara vez ligeramente oblicua, margen crenado a aserrado, haz bullado-rugoso hirsuto, con tricomas glandular-capitados concentrados en las venas, envés hirsuto, con tricomas glandular-capitados concentrados en las venas; inflorescencia indefinida, en racimo terminal, espiciforme, 17-25 cm de largo, con verticilastros a lo largo del raquis, con 4-12 flores, raquis hirsuto, con tricomas glandular-capitados; brácteas lanceoladas, marrón claro, deciduas, ápice agudo a caudado, truncado en la base, margen entero, ciliado, 2.7-4 mm de largo, 0.8-1.7 mm de ancho, hirsuta, con tricomas glandular-capitados; pedicelo 2.8-4 mm de largo, hirsuto, con tricomas glandular-capitados; cáliz tubular, 7-7.6 mm de largo, 3-5 mm de ancho, con labios agudos, el superior con 5 o 7

venas, hirsuto, con tricomas glandular-capitados; corola azul obscura a morada, 17.7-23 mm de largo; tubo ventricoso, 13-16 mm de largo, sin papilas en su interior; labio superior galeado, 4.7-7 mm de largo, piloso; el inferior trilobado, (8.3)10.6-(9.8)10.8 mm de largo, más largo que el superior; androceo con anteras elipsoides, dorsifijas, y monotecas, filamento 8-8.9 mm de largo, estaminodios 2; gineceo con estilo bífido, piloso, 13.5-15 mm de largo; mericarpos ovoides, 1.6-1.90 × 1-1.2 mm, marrones claros, lisos, glabros.

Distribución y ecología: Jalisco. Bosque de *Quercus*. Altitud 1150 a 1400 m. Floración de agosto a octubre.

Salvia evadens es parecida a *S. aequidistans*, véan-se las diferencias morfológicas bajo *S. aequidistans*.

- 5) *Salvia dugesii* Fernald, Proc. Amer. Acad. Arts Sci. 36: 500. 1901. TIPO: MÉXICO. Guanajuato, A. A. *Dugés s.n.* (holotipo: GH!). Fig. 6.

Plantas arbustivas, de 0.5-2 m de alto; tallos ramificados, entrenudos de 4.5-6 cm, vilosos cuando jóvenes, con tricomas dendríticos, 0.2-1 mm de largo, glabrescente en la madurez; peciolo 5-36 mm de largo, viloso, con tricomas dendríticos, 0.5-0.7 mm de largo; lámina foliar, discolora, ovada a ovado-lanceolada, 1.5-5.5 cm de largo, 1-3.5 cm de ancho, ápice agudo a obtuso, base truncada, redondeada a cordada, margen aserrado, haz bullado-rugoso, hirtulo, con tricomas dendríticos, 0.1-0.4 mm de largo, envés viloso, con tricomas dendríticos, 0.1-0.4 mm de largo; inflorescencia indefinida, con 1 o 3 racimos terminales, espiciformes, 2.5-29 cm de largo, con verticilastros a lo largo del raquis, distanciados 8-16 mm en la parte media, con 6-12 flores, raquis viloso, con tricomas dendríticos, 0.4-0.8 mm de largo; brácteas ovadas, marrón claro, pronto deciduas, acuminadas, margen entero, 1.9-3

mm de largo, 1-1.6 mm de ancho, vilosas, con tricomas dendríticos, 0.6-1 mm de largo; pedicelo de 2-4 mm de largo, canescente, con tricomas dendríticos, 0.3-0.6 mm de largo; cáliz tubular a campanulado, 4-8 mm de largo,

3-5 mm de ancho, con labios caudados; el superior con 6 venas, canescente, con tricomas dendríticos; corola azul a morada, 5-15 mm de largo, 4-6.5 de ancho; tubo ventricoso, 2.5-9 mm de largo, con 4 papilas en su interior; labio superior galeado, 2.5-7 mm de largo, viloso, en el dorso y margen del labio con tricomas glandular-capitados; el inferior trilobado, 3-8 mm de largo, más largo que el superior, ocasionalmente subiguales; androceo con anteras elipsoides, dorsifijas y monotecas, filamento 5-8 mm de largo, estaminodios 2; gineceo con estilo bífido, barbado, 7.6-12 mm de largo, rama anterior de 1-1.7 mm de largo, rama posterior de 1.4-4 mm de largo; mericarpos ovoides, 1.5-2 × 1-1.5 mm, marrones claros, lisos, glabros, con papilas rojizas.

Distribución y ecología: Aguascalientes, Durango, Guanajuato, Jalisco, Michoacán, Oaxaca, Puebla y Querétaro. Bosque de *Pinus-Juniperus*, bosque de *Quercus*, bosque de *Pinus*, bosque tropical caducifolio y matorral xerófilo. Altitud 840 a 2400 m. Floración de marzo a diciembre.

En 1939, Epling sinonimizó a *S. dugesii* en *S. melissodora*, reconociendo dos formas de *S. melissodora*, una con tricomas dendríticos y la forma típica de *S. melissodora* con tricomas glandular-capitados. Sin embargo, tras la observación de los ejemplares de *S. dugesii* y *S. melissodora*, así como ejemplares tipo, se concluye que *S. dugesii* se debe mantener como especie distinta de *S. melissodora*. *Salvia dugesii* presenta pubescencia densamente incano-tomentosa, con tricomas dendríticos en todas sus estructuras (tallo, peciolo, brácteas, raquis, cáliz), a lo que Fernald (1901) no hace referencia en su publicación (Fig. 6). Adicionalmente en *S. dugesii* la pubescencia de brácteas y cálices es de tonalidades moradas a blanquecinas, mientras que en *S. melissodora* son blancos.

Material examinado. MÉXICO. Aguascalientes, municipio Tepezalá, ladera N cerro Mesillas, 21.VIII.2008, J. Martínez R. 1172 (IEB). Durango, municipio Mezquitlan, 3 km de Temohaya por el camino a



- Mezquital, 2.X.1984, *M. González* 1597 (IEB). Guanajuato, municipio Acámbaro, cerro El Paile, camino a la Chicharronera, 8.XI.1986, *H. Díaz B.* 3353 (IEB); cerca del poblado San Luis de los Agustinos, 21.VII.1987, *Anó-nimo* 4059 (IEB); 5 km al O de Irámucó, sobre el camino a Santa Ana Maya, 13.IX.1987, *J. Rzedowski* 44849 (IEB), 44882 (IEB). Municipio Comonfort, 6 km al E de Empalme Escobedo, 28.VII.1986, *J. Rzedowski* 40070 (IEB). Municipio Guanajuato, alrededores de Arperos, 24.VIII.1980, *R. Galván* 3579 (IEB, UAMIZ). Municipio Jerécuaro, 3 km al O de Jerécuaro, sobre la carretera a Coroneo, 9.XI.1986, *J. Rzedowski* 41709 (IEB). Municipio Juventino Rosas, Las Fuentes entrando por San Diego de los Dolores, 3.VI.2000, *M. Martínez* 6215 (IEB, MEXU). Municipio León, 4.5 km al NE de Alfaro, camino de terracería a Nuevo Valle, 19.XI.1988, *R. Galván* 3075 (ENCB, IEB, MEXU, UAMIZ); 7 km al N de León, por la carretera a San Felipe, 17.IX.2009, *S. Zamudio* 14541 (IEB), 14545 (IEB). Municipio Purísima de Bustos, los Tanques, cerca de El Palenque, 31.X.1988, *R. Galván* 3231 (IEB, MEXU). Municipio San Miguel de Allende, Alcocer, 29.VII.1987, *R. Santillán* 332 (IEB); Jardín Botánico el Charco del Ingenio, 6.XI.2002, *W. L. Meagher* 3200 (IEB); loc. cit., 18.IX.2013, *E. I. Olvera M. s.n.* (EBUM). Jalisco, municipio Acatic, barranca del Río Verde, bajando por Santa Rita, 9.XI.2008, *M. Cházaro B.* 9136 (IEB). Municipio Jocotepec, cerro Viejo, al NE de Zapotitán de Hidalgo, en el paraje Barranca del Agua, 29.X.1989, *J. A. Machuca N.* 6328 (IEB). Municipio Ixtlahuacán de los Membrillos, antena de microondas del cerro del Águila, 3.8 km al SE en línea recta de Mascuala, 24.IX.2012, *J. González G.* 1291 (IEB). Municipio Tlajomulco de Zúñiga, aproximadamente 2 km al NE de Tlajomulco, 12.XI.1998, *A. Navarro M.* 2304 (MEXU). Municipio Tolimán, 9-10 km al SO de Tolimán, 4-5 km al SO de San Pedro Toxín, 14.III.1990, *R. Cuevas y L. Guzmán* 3752 (IEB, MEXU). Michoacán, municipio Angamacutiro, vertiente S del cerro de Tres Reyes, cerca de Angamacutiro, 12.X.1994, *J. Rzedowski* 52690 (IEB). Municipio Churintzio, Las Pomas - Zináparo, 1.VIII.1984, *J. N. Labat* 1093 (MEXU); cerro Zináparo, 3.5 km al SE de Churintzio, 29.VIII.1992, *I. Trejo* 2477 (MEXU). Municipio Contepec, El Tambor, 3 km al E de Tepuxtepec, 25.X.1986, *S. Zamudio* 4964 (IEB, MEXU, UAMIZ); 1 km de la Presa Tepuxtepec - Contepec, 21.VIII.1991, *H. Díaz B.* 6860 (IEB). Municipio Cotija, entre El Paso y San Juanico, 28.X.1986, *I. García* 1674 (IEB). Municipio Cojumatlán de Régules, El Llano, 23.XI.2009, *Y. Pantoja H.* 755 (IEB). Municipio Epitacio Huerta, 1 km al O de Epitacio Huerta, 13.X.1990, *J. Rzedowski* 50226 (IEB). Municipio Jungapeo, en San Juan Purúa, 10.III.1984, *J. C. Soto N.* 6223 (IEB, MEXU); Los Picachos del Centro de la Muerte, 2 km SE del Cerrito, el cual se encuentra 10.5 km al SO de San Felipe carretera a Jungapeo, 29.X.1989, *R. Torres C.* 13446 (IEB). Municipio Tarímbaro, loma la Palobobera perteneciente y cerca de Uruétaro, 16.VIII.1986, *J. S. Martínez M.* 1613 (IEB); 2 km al N de Cuto del Porvenir, 26.VIII.1986, *S. Zamudio* 4401 (IEB). Municipio Tuxpan, ca. 1.7 mile NO of Tuxpan, near km post 129 on highway 15 to Morelia, 19.VIII.1975, *G. Davidse & J. Davidse* 9784 (MEXU); Puerto de la Cantera, 5 km al O de Tuxpan carretera a Ciudad Hidalgo, 15.X.1989, *R. Torres C.* 13379 (IEB). Municipio Villa Jiménez, cerro El Brinco, 6.VIII.1990, *E. Pérez C.* 1535 (IEB); cerro la Alberca, 18.IX.1990, *E. Pérez C.* 1780 (IEB); cerro El Brinco del Diablo al NO de Villa Jiménez, 1.X.2008, *E. Pérez C.* 4916 (IEB); parte externa del cerro la Alberca al NE de los Espinos, 26.VIII.2003, *S. Zamudio* 12533 (IEB); 7 km al NE de Villa Jiménez, 2.VIII.1986, *J. Rzedowski* 40152 (IEB, MEXU). Oaxaca, distrito de Teposcolula, municipio San Juan Teposcolula, Mixtecal, enfrente de la fábrica de cal, 18.X.1984, *T. P. Ramamoorthy* 4735 (MEXU), 4735b (MEXU), 4736b (MEXU). Municipio San Pedro y San Pablo Teposcolula, cerro Los Tres Arbolitos, 500 m al O de Teposcolula, 12.X.1982, *A. García M.* 776 (MEXU). Distrito de Teotitlán, municipio Santa María Ixcatlán, poblado de Santa María Ixcatlán, 2.XI.2011, *S. Rangel L.* 1316 (MEXU). Municipio Teotitlán del Valle, 3 km al NE de Teotitlán, sobre el camino a Huautla de Jiménez, 29.VI.1987, *A. González M.* 3371 (MEXU). Puebla, municipio Ajalpan, 15 km al N de Ajalpan, brecha a San Luis del Pino, 2.XII.1991, *A. S. Tovar* 6385 (MEXU).

Municipio Caltepec, cerro grande al SE de Caltepec, 7.XII.1983, *P. Tenorio* L. 5011 (MEXU); cerro el Gavi-lán, al SE de Caltepec, 3.VIII.1984, *P. Tenorio* L. 6765 (ENCB). Querétaro, municipio Arroyo seco, 4 km, al E de Arroyo Seco, carretera a Jalpan, 20.X.1982, *P. Tenorio* L. 2270 (MEXU). Municipio Cadereyta, Mesa la Providen-cia, 13.X.2004, *R. Hernández* M. 12140 (MEXU), 12141 (MEXU). Municipio Colón, granja Tolimán, 13.X.1993, *Anónimo* 10383 (IEB). Municipio El Marqués, 3 km al N de Presa del Carmen por el camino a la Laborcilla, 2.X.2002, *L. Rincón* N. 271 (MEXU); camino arriba de La Cañada, km 7 aproximadamente lado derecho yendo a Tequisquiapan, 2.VIII.1987, *E. Argüelles* 3009 (ENCB, IEB, MEXU). Municipio Ezequiel Montes, 1 km de Vi-lla de Bernal, hacia Ajuchitlán, IX.2013, *E. I. Olvera* M.

s.n. (EBUM) ranchería Barrera, cerca de Villa Progreso, 15.XI.1994, *R. Hernández* M. 10983 (IEB). Municipio Querétaro, Parque Nacional el Cimatarío, 2.X.2002, *J. G. Hernández* O. 50 (IEB); Área Natural Protegida El Tán-gano, 22.VII.2004, *P. Balderas* 715 (IEB). Municipio San Juan del Río, cerca de San Juan del Río, 17.VIII.1905, *J. N. Rose* 9508 (MEXU); parte alta del cerro la Venta, al SO de San Juan del Río, 30.IX.2007, *S. Zamudio* 13914 (IEB).

6) *Salvia fruticulosa* Benth., Labiat. Gen. Spec. 721. 1835. TIPO: MÉXICO. Oaxaca, cerca de Oaxaca, *G. Andrieux* 151 (holotipo: K!, isotipos: G!, GH!, K!, P!, UC!) = *Salvia konzatti* Fernald. Proc. Amer. Acad. Arts Sci. 35 (25): 526. 1900. TIPO: MÉXICO. Oaxaca, El Parián, *V. González* 902 (holotipo: GH!).

Plantas arbustivas, de 0.5-2 m de alto; tallos muy ramifi-cados, entrenudos de 0.5-7 cm, puberulentos cuando jó-venes, con tricomas dendríticos, de 0.1-0.3 mm de largo, glabrescentes en la madurez; peciolo de 4-9 mm de largo, canescente, con tricomas dendríticos, 0.1-0.2 mm de lar-go; lámina foliar, discolora, ovada a ovado-oblonga, 2-5 cm de largo, 1-2.4 cm de ancho, ápice agudo, base trunca-da, redondeada a cuneada, margen aserrado, haz bullado-rugoso, glabrescente, con tricomas dendríticos, 0.1-0.2 mm de largo, envés canescente, con tricomas dendríticos, 0.1 mm de largo que cubren completamente la superficie; inflorescencia indefinida, con 1 o 3 racimos terminales, espiciformes, de 3-15 cm de largo, con verticilastros a lo largo del raquis, distanciados 6-13 mm en la parte media, con 8-12 flores, raquis canescente, con tricomas dendrí-ticos, 0.1-0.3 mm de largo; brácteas ovadas, marrón claro, pronto deciduas, acuminadas, margen entero, 2.2-2.6 mm de largo, 1.6-2.6 mm de ancho, canescentes, con tricomas dendríticos, de 0.1-0.2 mm de largo; pedicelo de 1.5-4 mm de largo, canescente, con tricomas dendríticos, 0.2-0.3 mm de largo; cáliz tubular a campanulado, 3-6 mm de largo, 2-5 mm de ancho, con labios caudados; el superior con 7 venas, canescente, con tricomas dendríticos, 0.2-0.3 mm de largo; corola azul a morada, 8-14 mm de largo; tubo ventricoso, 5-7 mm de largo, con 2 papilas en su in-

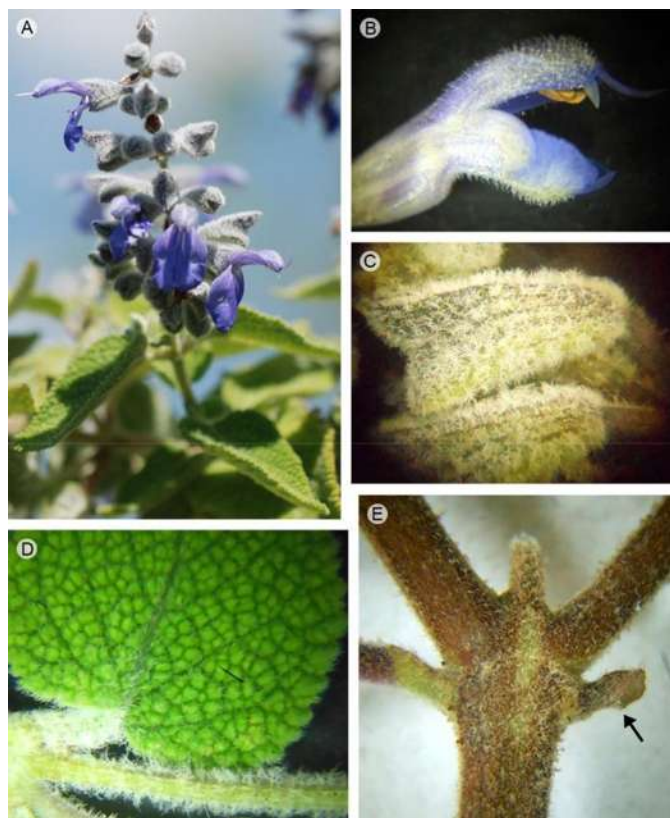


Figura 6: *Salvia dugesii* Fernald. A. inflorescencia; B. vista lateral de la corola mostrando tricomas glandular-capitados estipitados en ambos labios; C. vista lateral del cáliz mostrando los tricomas dendríticos; D. pubescencia del tallo y peciolo; E. articulación del peciolo en una prolongación del nudo (la flecha indica el carácter señalado).



terior; labio superior galeado, 2.5-6 mm de largo, viloso, con tricomas dendríticos en el dorso; el labio inferior trilobado, 3.5-7 mm de largo, más largo que el superior, ocasionalmente sub-iguales; androceo con anteras elipsoides, dorsifijas y monotecas, filamento de 8.5 mm de largo, estaminodios 2; gineceo con estilo bífido, barbado, 11.5 mm de largo, rama anterior 1.2 mm de largo, rama posterior 2 mm de largo; mericarpos ovoides, 1.6×1.3 mm, marrones claro, lisos, glabros.

Distribución y ecología: Oaxaca. Bosque de *Pinus*, bosque de *Quercus*, bosque de *Pinus-Quercus*, bosque de *Pinus-Juniperus*, bosque de *Juniperus*, matorral xerófilo y matorral con *Juniperus*. Altitud 1600 a 2370 m. Floración de junio a noviembre.

Salvia fruticulosa fue ubicada por Epling (1939) en la sección *Tomentellae*, por la pubescencia tomentosa, los tricomas dendríticos en el tallo y la presencia de glándulas sésiles en el cáliz; sin embargo, en este estudio se considera que la especie es más parecida a las de la sección *Scorodoniae* por tener el cáliz con lóbulos ligeramente agudos, lámina foliar ovada a ovado-oblonga y el tamaño de la flor entre 6 y 16 mm de largo. Estos caracteres coinciden con la diagnosis aquí propuesta para la sección *Scorodoniae*.

Salvia fruticulosa se podría confundir con *S. dugesii* y *S. ramosa*, por la presencia de tricomas dendríticos, pero a diferencia de éstas, los tricomas del cáliz de *S. fruticulosa* son dendríticos cortos (Fig. 1J). Además, presenta glándulas sésiles, rojas en el cáliz y ocasionalmente en la corola, mientras que *S. dugesii* y *S. ramosa* carecen de estas glándulas.

Material examinado. MÉXICO. Oaxaca, distrito de Etlá, municipio Villa de Etlá, Valle de Etlá, 3.VIII.1919, C. Conzatti 3636a (MEXU), 3636b (MEXU). Distrito de Miahuatlán, municipio San Pablo Coatán, 5 km al SE de la desviación a El Portillo de Santa María Coatán, camino a Miahuatlán, 24.IX.1982, R. Cedillo T. 1841 (ENCB). Distrito de Nochixtlán, mu-

nicipio Asunción Nochixtlán, 6 km SE de Nochixtlán, 18.X.1984, T. P. Ramamoorthy 4743 (MEXU); cerro La Cruz, 2.IX.1906, C. Conzatti 1562a y 1562c (MEXU); loc. cit., 20.VI.1907, C. Conzatti 1857 (MEXU), 1857a (MEXU), 1857b (MEXU). Distrito de Teotitlán de Flores Magón, municipio Santa María Ixcatlán, Agua Puerca, 2 km al S de Santa María Ixcatlán, 23.X.1991, P. Tenorio L. 17847 (MEXU). Distrito de Teposcolula, municipio San Juan Teposcolula, Mex. 125 direction Guadalupe Tixá, 11.VIII.2000, M. Crone 11 (MEXU); Mixtecal, en frente de la fábrica de cal, 18.X.1984, T. P. Ramamoorthy 4733 (MEXU); cerro Los Tres Arbolitos, 1 km al O de Teposcolula, 11.VI.1985, R. Torres C. 6772 (MEXU); loc. cit., 12.X.1981, A. García M. 778 (ENCB), 778a (MEXU), 778b (MEXU); cerro el Peñasco al S de Teposcolula, 9.IX.1988, R. Torres C. 12320 (MEXU); 8 km al SO de Tamazulapan camino a Chilapa, 8.VIII.1981, D. H. Lorence 3726a (MEXU); 2 km al NO de Teposcolula, camino a San Andrés Laguna, 9.VII.1981, A. García M. 451a (MEXU), 451b (MEXU); arroyo de las Pozas Frías, 500 m al NO de Teposcolula, 2.VII.1981, A. García M. 454a, (MEXU), 454b (MEXU). Municipio San Pedro y San Pablo Teposcolula, 2 km al NO de Teposcolula, camino a San Andrés Laguna, 9.VII.1981, A. García M. 451 (ENCB); arroyo de Las Pozas Frías, 500 m al NO de Teposcolula, 2.VII.1981, A. García M. 454 (ENCB); poblado de Teposcolula, 2.XI.1981, A. García M. 798 (ENCB, MEXU); distrito de Teposcolula, 5 km al S de San Felipe Ixtapa, camino a Chalcatongo - Yodonda, 17.IX.1982, R. Cedillo T. 1717 (MEXU); 13 km al E de San Felipe Ixtapa, camino a Chalcatongo, 29.VII.1983, R. Torres C. 3333 (MEXU); cerca de 8 km al SO de Tamazulapan, camino a Chilapa, 8.VIII.1981, D. H. Lorence 3735 (MEXU); alrededores de Teposcolula, 14.XI.1985, T. P. Ramamoorthy 4782 (MEXU). Municipio Villa de Tamazulapan del Progreso, 5 km después de Tamazulapan, sobre carretera Tamazulapan - Chilapa, 13.XI.1985, T. P. Ramamoorthy 4774 (MEXU). Distrito de Tlaxiaco, municipio Heroica Ciudad de Tlaxiaco, 10 km al NE de Cuquilla, hacia Tlaxiaco, 1.XI.1985, R. Torres C. 7664 (MEXU).

7) *Salvia gonzalezii* Fernald, Proc. Amer. Acad. Arts Sci. 1900. 35: 524. TIPO: MÉXICO. Oaxaca, El Parián, V. Gonzalez & C. Conzatti 903 (holotipo: GH!, isotipo: MEXU!).

Plantas arbustivas; tallos poco ramificados, entrenudos 1-4 cm, glabrescentes, ocasionalmente con tricomas simples, muy cortos, 0.1-0.2 mm de largo; peciolo 5.5-10 mm de largo, viloso con tricomas simples, 0.5-0.7 mm de largo; lámina foliar, discolora, deltoide a ovada, 1-2.2 cm de largo, 0.9-1.8 cm de ancho, ápice agudo a obtuso, base truncada o cordada, margen aserrado, haz bullado-rugoso, glabrescente, con tricomas simples, 0.2-0.3 mm de largo, envés canescente, con tricomas simples, largos, de 0.3-0.4

mm de largo; inflorescencia indefinida, con racimo espiciforme, 6-17 cm de largo, con verticilastros a lo largo del raquis, distanciados 13-15.8 mm en la parte media, con 6-8 flores, raquis viloso, con tricomas glandular-capitados, 0.1-0.3 mm de largo, ocasionalmente largas, 0.3-0.5 mm; brácteas no vistas; pedicelo 2.1-2.7 mm de largo, glabrescente, con tricomas glandular-capitados, 0.1-0.3 mm de largo; cáliz tubular, 6.3-7.4 mm de largo, 3.0-4.4 mm de ancho, con labios caudados, tricomas simples y glandular-capitados, 0.4-0.7 mm y 0.1-0.2 mm de largo, glabrescente; corola azul oscuro, 11 a 13.6 mm de largo; tubo ventricoso, 6.5-8.6 mm de largo; labio superior ga-leado, 4.5-5 mm de largo, viloso, en el dorso; el inferior trilobado, 3.5-5 mm de largo, más largo que el superior; androceo no visto; gineceo con estilo bífido, ligeramen-te barbado, 8-12 mm de largo, rama anterior 0.5-0.6 mm de largo, rama posterior 1.5-2.5 mm de largo; mericarpos ovoides, 1.8-2 × 1.1-1.3 mm de ancho, marrones claro, lisos, glabros.

Distribución y ecología: Oaxaca. Altitud 1200 a 1400 m. Floración en noviembre.

La similitud morfológica de *S. pannosa* y *S. gonzalezii* llevó a Epling (1939) a incluir a *S. gonzalezii* en la sinonimia de *S. pannosa*. Sin embargo, se deben mantener ambas especies como válidas, con base a que *S. gonzalezii*

tiene láminas foliares ovado a deltoides, muy distintas a las ovado-lanceolado a lanceoladas que muestra *S. pannosa*. Es importante aclarar que las láminas foliares jóvenes también son distintas, en *S. pannosa* son ovado-oblongas, mientras que en *S. gonzalezii* son ovado a deltoides. Adicionalmente, aunque sus inflorescencias son muy similares, el número de flores es menor en *S. gonzalezii* que en *S. pannosa* (Cuadro 2).

Cuadro 2: Comparación entre *Salvia pannosa* Fernald y *S. gonzalezii* Fernald.

	<i>S. pannosa</i>	<i>S. gonzalezii</i>
Peciolo (mm)	8-30	5.5.-10
Forma de lámina foliar (mm)	ovado-lanceolada a lanceolada	deltoides a ovada
Longitud de lámina foliar (cm)	1.5-4.5	1-2.2
Ancho de lámina foliar (cm)	0.8-2.5	0.9-0.8
Longitud de los tricomas del envés (mm)	0.1	0.3-0.4
Numero de flores por verticilastro	4-6	6-8
Distancia entre verticilastros, en la parte media de la inflorescencia	10-33	13-15.8

8) *Salvia keerlii* Benth., Labiat. Gen. Spec. 263. 1833. TIPO: MÉXICO. México, F. W. Keerl s.n. (holotipo: K!, isotipos: BR!, K!). Fig. 7.

Plantas arbustivas, de 1-3.5 m de alto; tallos muy ramificados, entrenudos 1.5-9 cm, vilosos cuando jóvenes, con tricomas cortos 0.2 mm, largos 0.4-0.6 mm, en ocasiones solo de un tamaño, glabrescentes en la madurez; peciolo 5-36 mm de largo, viloso, con tricomas simples, cortos, 0.2 mm y/o largos, 0.4-0.7 mm de largo; lámina foliar, discolora, deltoide a ovada, ocasionalmente orbicular, 2-8 cm de largo, 1-4 cm de ancho, ápice agudo a obtuso, base cordada, truncada o redondeada, margen aserrado, haz bullado-rugoso, glabrescente, con tricomas simples,



0.1-0.4 mm de largo, envés viloso, con tricomas simples, 0.1-0.4 mm de largo; inflorescencia indefinida, con 1 o 3 racimos terminales, espiciformes, 4-21 cm de largo, con verticilastros a lo largo del raquis, distanciados 5-14 mm en la parte media, con 6-12 flores, raquis viloso, con tricomas simples, 0.2-0.5 mm de largo; brácteas ovadas, marrón claro, pronto deciduas, acuminadas, margen en-tero, 2-7.2 mm de largo, 2-4.4 mm de ancho, vilosas, con tricomas simples, 0.4-0.7 mm de largo; pedicelo 1.5-4 mm de largo, viloso, con tricomas simples, 0.3-0.6 mm de largo; cáliz tubular, 5.5-6 mm de largo, 2.5-3.1 mm de ancho, con labios caudados; el superior con 7 venas, viloso, con tricomas simples, (0.1)0.4-0.9 mm de largo; corola azul a morada, 8.5-14 mm de largo; tubo ventrico-so, (3.3)5.1-7.9 mm de largo, sin papilas en su interior; labio superior galeado, 3-5.2 mm de largo, viloso, en el dorso y margen del labio inferior con tricomas simples; labio inferior trilobado, 3-7 mm de largo, más largo que el superior, ocasionalmente subiguales; androceo con anteras elipsoides, dorsifijas y monotecas, filamento 4-7 mm de largo, estaminodios 2; gineceo con estilo bifido, ligeramente barbado, 7.5-12 mm de largo, rama anterior 0.7-1.4 mm de largo, rama posterior (1)1.8-2.6 mm de largo; mericarpos ovoides, 1 × 0.8 mm, marrones claro, lisos, glabros.

Distribución y ecología: Estado de México, Guanajuato, Hidalgo, Nuevo León, San Luis Potosí, Querétaro y Tamaulipas. Matorral xerófilo, crasicaule y submontano, bosque de *Pinus-Quercus* y bosque de *Quercus-Juniperus*. Altitud 2170 a 3100 m. Floración de julio a diciembre.

Salvia keerlii es similar a *S. dugesii* y *S. melissodora*; las láminas foliares son deltoides a ovadas en *S. keerlii*, y ovada a ovada-lanceoladas en *S. dugesii* y *S. melissodora*. Sin embargo, *S. keerlii* se distingue por los tricomas simples del dorso de la corola, nunca glandular-capitados como se observan en *S. dugesii* y *S. melissodora*. La cobertura de estos tricomas en *S. keerlii* es total en cuerpo vegetativo y reproductivo, y no en *S. dugesii* y

S. melissodora. Adicionalmente, *S. keerlii* nunca presenta papilas en el interior de la corola.

Material examinado. MÉXICO. Estado de México, municipio desconocido, cerro de Los Pitos, Valle de México, 22.VII.1952, L. E. Matuda 21549 (MEXU). Guanajuato, municipio Atarjea, Aldama, 8.X.1977, S. Zamudio 2495 (ENCB, MEXU). Municipio Mineral de Pozos, la Mina Grande, 8 km al E de Pozos, 10.VIII.1989, E. Ventura V. 7068 (IEB); 3 km al O de Pozos, 31.X.1986, J. Rzedowski 41701 (IEB, UAMIZ); 6 km al O de Pozos, sobre el camino a la autopista, 10.IX.1987, J. Rzedowski 44686 (IEB, MEXU). Municipio San Luis de la Paz, hacienda el Kijay, 10 km al E de San Luis de la Paz, 12.X.1988, E. Ventura 6130 (IEB); loc. cit., 14.X.1988, E. Ventura 6160 (IEB); El Rincón, 12 km al E de San Luis de la Paz, 18.X.1988, E. Ventura 6210 (IEB); 3 km al SO de Pozos, 9.XI.1992, J. Rzedowski 51948 (IEB); cerca de El Prigón, 24.IX.1994, J. Rzedowski 52578 (IEB, MEXU). Municipio Victoria, cerro el Garbanzo por Victoria, 10.X.1991, E. Ventura 9670 (IEB). Hidalgo, municipio Ajacuba, Rincón del Gato, barranca al N del poblado Emiliano Zapata, vertiente S de la Sierra de Chicavasco, ejido E. Zapata, 20.VIII.1988, I. Díaz V. 33 (IEB, MEXU); cerro El Águila, vertiente S de la Sierra de Chicavasco, ejido San Nicolás Tecamatlán, 13. IX.1988, I. Díaz V. 186 (IEB, MEXU); "La Mesa", meseta que está a 6 km al SE del poblado Tulancalco, vertiente N de la Sierra del Monte Alto de Temoaya, ejido Tulancalco, 15.IX.1988, I. Díaz V. 268 (IEB, MEXU); poblado Emiliano Zapata, 19 km después de Ajacuba rumbo a San Agustín Tlaxiaca (de O a E), 10.VIII.1988, I. Díaz V. 393 (IEB, MEXU). Municipio Metepec, Metepec Station, 20.IX.1906, C. G. Pringle 10312 (MEXU); Metepec Station, 20.IX.1906, C. G. Pringle 10313 (MEXU). Municipio Mineral del Chico, Sierra de Pachuca, 21.VII.1901, J. N. Rose 5623 (MEXU). Municipio Pachuca de Soto, 2 km al NO de Pachuca, cerca del borde, 11.X.1975, M. Medina C. 825 (MEXU); Pachuca de Soto, 4.V.1980, R. Hernández M. 4349 (MEXU); Sierra arriba Pachuca, 7.VIII.1948, F. Miranda 4462 (MEXU);

entronque con la carretera a Nuevo Laredo, 1 km al O de Pachuca, 1.IX.1985, *T. P. Ramamoorthy* 4749 (MEXU); Sierra de Pachuca, 21.VII.1901, *J. N. Rose* 5623 (MEXU). Municipio Santiago de Anaya, 1.5 km al NO de Patria Nueva, 3.IX.1992, *A. M. Soriano* 252 (MEXU). Municipio Tlalnepalapa, 3 km al N de Tlalnepalapa, 21.X.1979, *C. Escalera* G. 103 (UAMIZ). Municipio Tula de Allende, near Tula, 5.X.1896, *C. G. Pringle* 6538 (MEXU). Municipio Villa de Tezontepec, 10 km al SE de Tezontepec, 19.XI.1971, *F. Jiménez* 175 (IEB). Municipio Zempoala, cerro de los Pitos, 10.VII.1976, *A. Ventura* A. 1771 (IEB, MEXU); loc. cit., 11.IX.1976, *A. Ventura* A. 2088 (IEB, MEXU); San Antonio, cerca de Tepa el Grande, 16. IX.1973, *J. Rzedowski* 31167 (IEB, MEXU); Zempoala, 1.VIII.1976, *A. Ventura* A. 1953 (IEB, MEXU). Municipio Zimapán, 5 km al NE de Trancas, hacia Nicolás Flores, 4.X.1980, *R. Hernández* M. 5029 (MEXU). Nuevo León, municipio Aramberri, 19 km del camino de la Escondida a Zaragoza vía Aramberri, 24.IX.1973, *J. L. Reveal* 3436 (IEB); Ascensión, La Escondida, 23.X.1993, *J. C. Hinton* 23671 (IEB, MEXU); cerro El Viejo, 1.X.1993, *J. C. Hinton* 23778 (IEB, MEXU). Municipio Doctor Arroyo, 12.2 mi. along dirt road turn off to ejido Capadero, just N of Doctor Arroyo. 34.5 mi from Banco del Centro, Matehuala, Sierra Vieja, Cañada los Pozos, 20.X.1984, *J. Sanders* S. 1348 (MEXU), 1348b (MEXU); 30 km NE of Dr. Arroyo, 2.5 km NE of San Antonio de Peña Nevada, O base of Cerro Peña Nevada, 3-VIII.1981, *G. Nesom* 4282 (ENCB, MEXU); Sierra El Soldado, camino San Antonio Peña, Nevada - Puerto Pinos, 24.VIII.1989, *J. A. Villarreal* 4941 (MEXU). Municipio General Zaragoza, Sierra del Soldado, camino San Antonio Peña Nevada - Puerto Pinos, 24.VIII.1989, *J. Á. Villarreal* 14941 (MEXU). San Luis Potosí, municipio Ahualulco, 14 km N of Ahualulco along road from San Luis Potosí to Charcas, VIII.1988, *D. E. Breedlove* 69247 (MEXU). Municipio Cárdenas, Las Canoas, Sierra Madre Oriental, 6-VIII.1934, *F. W. Pennell* 17934 (MEXU). Municipio Catorce, Chihuahua desert, Sierra Catorce, 5 km E of La Maroma station, 14.IX.1978, *B. A. Prigge* 3284 (MEXU); Sierra Madre Oriental, 1934,

Anónimo 7290 (MEXU). Municipio Guadalcázar, 14 km al O de Guadalcázar, 17.XII.1986, *P. Hiriart* 541 (MEXU); 4 km E of Charco Blanco and on the road to Guadalcázar, 28.X.1985, *B. Bartholomew* 3561 (MEXU); 1 1/2 mi W of Guadalcázar, 11.XII.1957, *R. Moran* 6344 (MEXU); cerros que están 6 km al NE de Guadalcázar en las cercanías del Oro hacia Pozo de Acuña, 8.X.1996, *R. Torres* C. 14579 (IEB, MEXU); curva del Gato 6 km al NO de Guadalcázar hacia el cruce carretera San Luis Potosí - Matehuala, 15.X.2000, *R. T. Colín* 15970 (MEXU). Municipio Guadalcázar, curva del Gato 6 km al NO de Guadalcázar hacia el cruce carretera S.L.P. - Matehuala, 15.X.2000, *J. C. Montero* 145 (MEXU); Abrego, Campamento Montemach, recorrido por el Cañón de los Yugos, el campamento está al NO de Abrego, 5 km al N de Guadalcázar, 23.IX.2012, *R. Torres* C. 17506 (MEXU). Municipio Las Charcas, along the Charcas road NW of San Luis Potosí, 10 mi N of Ahualulco and 22.5 mi S of Moctezuma, 25.IX.1973, *J. L. Reveal* 3451 (MEXU). Municipio Moctezuma, along the Charcas road NW of San Luis Potosí, 25 mi N of Ahualulco and 7.5 mi N of San José del Grito, 23.IX.1973, *J. L. Reveal* y *N. D. Atwood* 3444 (MEXU). Municipio San Luis Potosí, 39 milles east of San Luis Potosí, 19.X.1966, *W. Anderson* y *C. W. Laskowski* 4079 (ENCB); 6 mi SE of highway 57-80 along road towards Cerritos just above Chihuahua desert, 6.IX.1971, *J. Henrickson* 6485 (MEXU); 8 km E of Mexican highway 57 along road to Guadalcázar, 28.VIII.1986, *D. E. Breedlove* y *B. Anderson* 63306 (MEXU); minas de San Rafael, VI.1911, *C. Purpus* 4869-a (MEXU). Municipio Santa Catarina, on México highway 70 to Ciudad Valles, 4.9 mi W of Santa Catarina, 18.XI.1975, *K. M. Peterson* 466 (MEXU). Querétaro, municipio Cadereyta de Montes, puerto el Tepozán, 20 km de Vizarrón, por la carretera a San Joaquín, 18.XI.1993, *H. Díaz* B. 7463 (IEB); 16 km al NE de Vizarrón, sobre el camino a San Joaquín, 11.X.1988, *J. Rzedowski* 47511 (IEB); cerros calizos al E de Vizarrón, 13.IX.1994, *R. Hernández* M. 10814 (IEB); 10 km al S de Vizarrón, 16.XI.1977, *S. Zamudio* 2414 (IEB); loc. cit., 16.IX.1977, *S. Zamudio* 2453 (IEB, MEXU); loc.



Figura 7: *Salvia keerlii* Benth., inflorescencia. (Foto: S. Zamudio).

cit., 26.VIII.1978, S. Zamudio 3187 (IEB, MEXU); ladera O de la Sierra Peña Azul, 2 km al SE del Jabalí, 12.VIII.1978, S. Zamudio 3030 (ENCB, IEB, MEXU); cañada de La Culebra, al NE de La Tinaja, 28.IX.1996, S. Zamudio 10006 (IEB); parador el Tepozán, 30.X.2002, S. Zamudio 12275 (IEB). Municipio Colón, camino entre Bernal y Santiago de Querétaro, 2. XI.2013, E. I. Olvera M. s.n. (EBUM). Municipio El Marqués, camino arriba de La Cañada, km 7 aproximadamente, lado derecho yendo a Tequisquiapan, 2.VIII.1987, E. Argüelles 3187 (ENCB, MEXU); 15 km al SE de Armadillo, 10. VIII.1956, J. Rzedowski 7965 (ENCB, MEXU). Municipio Landa de Matamoros, 9 km al NO de Madroño, sobre el camino a Laguna de Guadalupe, 18.IX.1997, J. Rzedowski 53521 (IEB). Municipio Peñamiller, 4 km al S del Río Blanco, 11.XI.1988, J. Rzedowski 47704 (IEB); Maguey Verde 17 km, al SE de Pinal de Amoles, carretera Pinal de Amoles - Peñamiller, 22.X.1982, P. Tenorio L. 2345 (MEXU); 1.5 km al N de Maguey Verde, 8.X.1978, S. Zamudio 3488 (IEB, UAMIZ). Tamaulipas, municipio

Bustamante, 10 km al NE del Capulín, camino entre El Capulín y Felipe Ángeles, 27.VIII.1983, L. Hernández 648 (MEXU). Municipio Jaumave, 12 km al Sur de Ávila y Urbina, 23.IX.1984, F. González M. 14 (MEXU); 10 km después de Jaumave, rumbo a la Cd. de San Luis Potosí, o de otra forma 85 km al O de Cd. Victoria, 21.X.1983, A. Ortega H. 146 (MEXU); 12 km al sur de Ávila y Urbina, 23.IX.1984, F. González M. 14186 (MEXU); ca 33 km E of Jaumave; 2-3 km N of highway 70 on road to Bustamante, 6.X.1982, J. Henrickson 19089 (MEXU). Municipio Miquihuana, Miquihuana, 21.X.1978, F. Garza S. 4 (MEXU); 18 km al SO de Miquihuana, 15.VIII.1972, F. González M. 4745 (MEXU); 4 km al O de Miquihuana, 4.VIII.1941, L. R. Stanford 658 (MEXU). Municipio Palmillas, 14 km S de Palmillas, 28.IX.1986, A. McDonald 1005 (MEXU). Municipio Tula, 11 km E of Tula along road to Ocampo, 2.IX.1986, D. E. Breedlove 63606 (MEXU); 6 km al E del Sauz al NE de Tula, después de Francisco Medrano, 7.XII.1976, F. Guevara 10138 (MEXU).

9) *Salvia melissodora* Lag. Gen. Sp. Pl. 2. 1816. MÉXICO. Localidad desconocida, *M. Sessé y Lacasta* y *J. M. Mociño s.n* (lectotipo: G!) = *S. scorodoniaefolia* Desf. ex Poir. 1817. Encycl. Suppl. 5: 46 = *S. scorodonia* Desf. ex Poiret. en Benth. 1833 Labiat. Gen. Spec. 264, *orth. var.* = *Salvia microphylla* Sessé y Mociño.
Fl. Mex. 2, 9. 1894, *nom. illeg.* TIPO: MÉXICO. Localidad desconocida = *S. scorodoniaefolia* Poir. var. *crenaea* Fernald, Proc. Amer. Acad. Arts Sci. 35 (25): 524. 1900. TIPO: MÉXICO. Aguascalientes: *K. T. Hartweg 164* (lectotipo: GH!, isoelectotipos: K!, L!, P!) = *Salvia rupicola* Fernald, Proc. Amer. Acad. Arts Sci. 45(17): 420. 1910. TIPO: MÉXICO. Hidalgo, Ixmiquilpan, *C. A. Purpus, 431* (holotipo: GH!, isotipos: MO!, UC!, US! RSA!), *syn. nov.* Fig. 8.

Plantas arbustivas, de 0.5-2 m de alto; tallos muy ramificados, entrenudos 2-4 cm, vilosos cuando jóvenes, con tricomas simples y glandular-capitados, 0.1-0.2 mm de largo u ocasionalmente dendríticos, glabrescentes en la madurez; peciolo 9-12 mm de largo, viloso, con tricomas simples y glandular-capitados, 0.3-0.5 mm u ocasionalmente dendríticos; lámina foliar, concolora, deltoide, ovada a ovado-lanceolada, 2-6 cm de largo, 1-3.5 cm de ancho, ápice agudo, base truncada o cordada, margen aserrado, haz bullado-rugoso, glabrescente, con tricomas simples y glandular-capitados, 0.2 mm de largo, envés viloso, con tricomas simples y glandular-capitados, 0.2 mm de largo; inflorescencia indefinida, con 1 o 3 racimos terminales, espiciformes, 4-16 cm de largo, con verticilastros a lo largo del raquis, distancias 12-20 mm en la parte media, con 8-10 flores, raquis viloso, con tricomas simples y glandular-capitados, 0.2-0.5 mm de largo, ocasionalmente; brácteas marrón claro, pronto deciduas, ovadas, acuminadas, margen entero, 3.6-4.2 mm de largo, 2-2.6 mm de ancho, vilosas, con tricomas simples y glandular-capitados, 0.3-0.5 mm de largo; pedicelo de 2-2.5 mm de largo, viloso, con tricomas simples y glandular-capitados, 0.3-0.4 mm de largo, ocasionalmente dendríticos; cáliz tubular a campanulado, 3.7-8 mm de largo y 2.5-5 mm de ancho, con labios

caudados, el superior con 7 venas, viloso, con tricomas simples y glandular-capitados; corola azul a morada, 6 a 17.5 mm de largo; tubo ventricoso, 3.5-11.5 mm de largo, con 4 papilas en su interior; labio superior galeado, 2.5-7.5 mm de largo, viloso, en el dorso y margen del labio con tricomas glandular-capitados; el inferior trilobado, 2.5-10 mm de largo, más largo que el superior, ocasionalmente subiguales; androceo con anteras elipsoides, dorsifijas y monotecas, filamento 6-7 mm de largo, estaminodios 2; gineceo con estilo bifido, ligeramente barbado, 11-13 mm de largo, rama anterior 1.1-1.5 mm de largo, rama posterior 3.5-3.8 mm de largo; mericarpos ovoides, 3.6 × 2.2 mm, marrones claro, lisos, glabros.

Distribución y ecología: Aguascalientes, Chihuahua, Ciudad de México, Durango, Estado de México, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Nayarit, Oaxaca, Puebla, Querétaro, Veracruz y Zacatecas. Bosques de *Juniperus*, bosque de *Quercus*, bosque de *Pinus*, bosque tropical caducifolio y matorral xerófilo. Altitud 750 a 2600 m. Floración de marzo a enero.

Durante esta revisión se ha observado que *S. melissodora* presenta variación con respecto al tipo de tricomas del tallo, peciolo, raquis y pedicelo; algunos ejemplares tienen tricomas simples y glandular-capitados; otros cuentan con tricomas glandular-capitados y dendríticos y algunos tienen los tres tipos de tricomas simples, glandular-capitados y dendríticos.

Adicionalmente, se sinonimiza a *S. rupicola* con *S. melissodora*, de acuerdo con las observaciones. Los ejemplares de *S. rupicola* depositados en los herbarios y los originarios de la localidad tipo de *S. rupicola* (Ixmiquilpan, Hidalgo) no muestran variación, perteneciendo entonces a *S. melissodora*.

Material examinado. MÉXICO. Aguascalientes, municipio Calvillo, along Mex. highway 70 between Aguascalientes and Calvillo at km 25, 7.I.1983, *J. S. Miller 356* (MEXU). Municipio Cosío, ladera E del cerro



Mesillas, cerca del Salitrillo, 24.IX.2009, *G. García* 2178 (IEB). Municipio Nochistlán de Mejía, recorrido río de Santa Gertrudis (río de Abajo) Santuario Sr. de los Rayos, al NE de Tlachichila, 10.IX.2005, *J. Martínez R.* 504 (IEB). Chihuahua, municipio Batopilas, entre Quirare y la Bufa, 18.VII.1984, *P. Tenorio L.* 6568 (MEXU), 6581 (MEXU); barranca de Batopilas (N side), between La Bufa and Quirare, 24.I.1973, *R. Bye* 3296b (MEXU). Municipio Ocampo, ca. 1 km of W boundary of Parque Nacional "Cascada de Basaseachi" 16.2 km from the Cahui-sori - Ocampo road on the road to Candameña, 5.6 km below Cruz Verde. Steep SE facing slope, 23.IX.1994, *R. Spellenberg* 12171 (MEXU). Ciudad de México, municipio desconocido, 6.IX.1903, *C. G. Pringle* 8744 (MEXU). Durango, municipio El Mezquital, 3 km al NO de Tamohaya, cerca al arroyo del Tempisque, 21.II.1985, *S. Acevedo* 168 (IEB); 14 km de El Mezquital, rumbo a Temoaya, 21.II.1985, *S. Acevedo* 176 (IEB, MEXU); km 10 del camino Agua Zarca - Temoaya, 12.II.1983, *M. González E.* 1157 (IEB). Municipio Peñón Blanco, canyon Cantero, Sierra Gamón, 21.IX.1948, *H. S. Gentry* 8374 (MEXU). Municipio Rodeo, 6 km al NO de las Higueras, 4.IX.1983, *E. Torrecillas* 166 (ENCB, MEXU); mina La Amparo 6 km al NO de Las Higueras, 5.IX.1983, *P. Tenorio L.* 4236 (MEXU). Estado de México, municipio desconocido, Valle de México, 21.VI.1865, *L. Bourgeau* 295 (ENCB, MEXU). Municipio Ecatepec de Morelos, 3 km al O de San Cristóbal Ecatepec; base de la Sierra de Guadalupe, 18.VIII.1974, *J. Rzedowski* 32127 (ENCB, MEXU); cerro de Santa Cruz, Sierra de Guadalupe, 24-25.X.1953, *E. Matuda* 29505 (MEXU), 29519 (MEXU); San Andrés, 5 km al SO de San Cristóbal Ecatepec, 6.IX.1970, *J. Rzedowski* 27631 (IEB, MEXU); Sierra de Guadalupe, entre Cuauhtepic y San Andrés, 14.VII.1973, *S. Moreno G.* 276 (IEB, MEXU). Municipio La Paz, cerro de la Caldera, Los Reyes, 15.VI.1954, *D. B. Gold* 725 (MEXU). Municipio Temascalcingo, Mesa del Venado, 26.IX.2004, *J. M. Cruz* 1255 (IEB, MEXU). Municipio Tenango del Valle, Tenango del Valle, 2 km del Monasterio "Santo Desierto" en el "Ballon del Diablo", 23.VI.1985, *B. Esquivel s.n.* (MEXU). Guanajuato, municipio Atarjea, El Banco 10

km al SO de Atarjea, 9.XI.1988, *E. Ventura* 6329 (IEB); Mangas Cuatas, 17.IX.1990, *E. Ventura* 8725 (IEB). Municipio Guanajuato, alrededores de Vaquería, 3 km al N de San José de Pinos, 24.VIII.1990, *R. Galván* 3587 (IEB, UAMIZ). Municipio Purísima de Bustos, San Nicolás del Palenque, 9.IX.1991, *R. Galván* 3741 (IEB, UAMIZ). Municipio San Miguel de Allende, cerro de las Tres Cruces, 27.VIII.1978, *J. Kishler* 386 (MEXU); loc. cit., 10.I.1980, *J. Kishler* 841 (MEXU); Jardín Botánico el Charco del Ingenio, 25.VII.1997, *C. Glass* 9158 (IEB); Cañón de las Colonias, 16.IX.1989, *E. Argüelles* 3197 (IEB, MEXU); "Rancho el Girasol", 22.IX.1988, *A. Mora B.* 927 (IEB). Municipio Silao, ladera E del cerro Cubilete, 14.VIII.2011, *S. Zamudio* 15173 (UAMIZ). Municipio Tierra Blanca, la Cieneguilla 8 km al E de Tierra Blanca, 15.VIII.1989, *E. Ventura V.* 7090 (IEB). Municipio Xi-chú, río Álamo, 15 km al N de Xichú, 8.IX.1989, *E. Ventura* 7260 (IEB). Guerrero, municipio Taxco de Alarcón, camino Taxco - Iguala, 6.29 km al S de Taxco, 13. XII.2008, *J. C. Soto N.* 27221 (EBUM). Hidalgo, a orilla de arroyo, al N de Atotonilco, 2.XI.1951-53, *E. Matuda* 29554 (MEXU); Mesa Doñana, 12.VIII.1981, *R. Hernán-dez M.* 6353 (MEXU); San José, 7 km, al N de Atotonilco el Grande, 1.XI.1975, *F. González M.* 8329 (MEXU). Municipio Cardonal, barranca de Tolantongo, 3 km al N de Molanguito, 23.IX.1983, *P. Hiriart* 182 (MEXU). Municipio Ixmiquilpan, 3 km después de la desviación a Tolantongo, 30.VIII.1985, *T. P. Ramamoorthy* 4746 (MEXU); arriba de Molanguito, 30.VIII.1985, *T. P. Ramamoorthy* 4751 (MEXU); Ixmiquilpan, 4.XI.2013, *E. I. Olvera M. s.n.* (EBUM); Saliendo de Ixmiquilpan hacia Tasquillo, rumbo a la presa Madhó Corales, 4 .XI.2013, *E. I. Olvera M. s.n.* (EBUM). Municipio Metztlán, 2.5 km al E de Metznoxtla, 20.X.2000, *E. Guízar N.* 5132 (MEXU); km 58 carretera Méx. 105 entre Pachuca y Huejutla, 16.IX.2011, *A. Rodríguez* 6441 (IEB). Municipio Mixquihuala de Juárez, Mixquihuala (en la peña), 5.V.1979, *M. Porras s.n.* (MEXU). Municipio San Agustín Metzquitlán, 3 km al N de Metztlán, camino a Itzta-yatla, 9.IX.1993, *R. Galván* 4172 (MEXU); 5 km al SE de Venados, 5.VII.1972, *F. González M.* 4149 (MEXU); al-

rededor de La Casita, 21.2 km al NO de Atotonilco el Grande, 8.XI.1993, *R. Galván* 4160 (ENCB, MEXU); alrededores de Milpillas, 8: XI.1993, *R. Galván* 4163 (ENCB, MEXU); Barranca de Venados, 1.XI.1953, *E. Matuda* 29566 (MEXU). Municipio Tasquillo, "Cerro del Junquillo" al SO de Tasquillo, 2.VI.1982, *P. Tenorio L.* 499 (MEXU); Juchitlán, 3 km al NE de Tasquillo, 24.X.1997, *R. Galván* 4811 (IEB, MEXU, UAMIZ). Municipio Tecozautla, cruce de la carretera a Aljibe - La Sabina-Banzhá, 31.VII.2002, *S. Rojas C.* 188 (IEB); Tecozautla, 4.X.2002, *S. Rojas C.* 272 (IEB); El Epazote, 4.III.1992, *V. M. Huerta B.* 1424 (IEB, MEXU). Municipio Zacualtipán de Ángeles, 12 km S of Zacualtipán on highway 105, near el Banco, 22.IX.1985, *S. A. Reisfield* 1211 (MEXU). Municipio Zimapán, 13 km al NE de Zimapán, 6.IX.1979, *R. Hernández M.* 3694 (MEXU); Tinguandho, 8 km al S de Zimapán, 21.XI.1981, *R. Hernández M.* 6794 (MEXU); Tula near rte. 85 bridge, 15 mi SE of Zimapán, 4.VIII.1976, *G. L. Webster* 20627 (MEXU). Jalisco, municipio Colotlán, rancho El Saucillo, 23. III.1992, *A. Rodríguez* 785 (IEB); rancho El Saucillo, 23.III.1992, *A. Rodríguez* 2272 (ENCB, IEB). Municipio Jocotepec, camino de ascenso al cerro Viejo, por las Trojes, 9.IX.1987, *A. Rodríguez C.* 1007 (IEB, MEXU). Municipio Totatiche, rancho Acapulco, 8 km al SO de Temastlán, 28.VI.1991, *A. Flores M.* 2690 (MEXU). Michoacán, municipio Tuxpan, 14 km al SE de Ciudad Hidalgo, carretera Ciudad Hidalgo - Zitácuaro, 22. VIII.1978, *J. C. Soto N.* 882 (MEXU). Nayarit, municipio Nayarit, 5 km al NO del poblado del cerro Cangrejo, en cañada, 20.X.1989, *G. Flores F.* 1636 (ENCB, MEXU); 5 km al NO del poblado del cerro Cangrejo, en cañada, 20.X.1989, *G. Flores F.* 1637 (MEXU). Oaxaca, municipio desconocido, localidad desconocida, 4.X.1895, *V. González* 53563 (MEXU); localidad desconocida, 9.X.1895, *V. González s.n.* (MEXU). Distrito de Cuicatlán, municipio San Juan Bautista Cuicatlán, 15.X.1920, *C. Conzatti* 4085a y 4085b (MEXU). Municipio San Juan Bautista Jayacatlán, 15.X.1920, *C. Conzatti* 4085 (MEXU); N of Jayacatlán along road towards Nacaltepec, 4.XI.1973, *D. E. Breedlove* 35939 (MEXU). Municipio

Santiago Nacaltepec, 50 km N of Tlaxiahuaca on road to Tehuacán, 6.XI.1983, *D. E. Breedlove* 59832 (MEXU). Distrito de Juxtlahuaca, municipio Santiago Juxtlahuaca, 1.8 km de Santa Rosa, senda para Nican de la Soledad, carretera a San Antonio del Progreso, 7.XII.1996, *J. I. Calzada* 21547 (MEXU). Distrito de Silacayoapan, municipio Zapotitlán Lagunas, 15 km al NE de Zapotitlán Lagunas, brecha a Santiago Tamazola, 6.XII.1992, *A. Campos V.* 4877 (MEXU). Distrito de Sola de Vega, municipio Villa Sola de Vega, 50 km SO of Zimatlán on road to Puerto Escondido, 29.X.1974, *D. E. Breedlove* 39170 (MEXU). Distrito de Teotitlán, municipio Teotitlán del Valle, 3 km adelante de Teotitlán por la carretera a Huautla de Jiménez. 19.IV.1988, *A. Salinas* 4818 (MEXU); rocky outcrops along road to ruins of Dainzu just S of Mex 190, about 10 mi SE of junction of Mex 190 and Mex 175 near Oaxaca, 2.VIII.1981, *J. Utley* 6649 (MEXU). Distrito de Zimatlán, municipio Zimatlán de Álvarez, 25. XI.1921, *C. Conzatti* 4316 (MEXU). Puebla, municipio Amozoc, cerro Tlaxcayo Grande, 23.I.2003, *J. L. Contre-ras J.* 7668 (MEXU). Municipio Amozoc, Parque Estatal Flor del Bosque, 16.XI.1993, *M. Martínez R.* 148 (MEXU). Municipio Chilchotla, cerro de Guadalupe, 10.X.1909, *G. Nicolás s.n.* (MEXU). Querétaro, municipio Amealco de Bonfil, el Batán, 8.VIII.1976, *E. Argüelles* 471 (ENCB, MEXU). Municipio Arroyo Seco, 5 km al NE de Purísima de Arista, 4.X.1999, *M. A. Avalos* 229 (IEB, MEXU); alrededores del puerto Concá, orilla de carretera, 4.X.1988, *E. Carranza G.* 986 (IEB); cerca a el Nogal, 18.X.1984, *F. A. C.* 57 (IEB). Municipio Cadereyta de Montes, El Mirador, 8 km al N de Vizarrón, 29. VI.1985, *R. Fernández N.* 2869 (IEB); Tecozautla, Zimapán, San Joaquín, fecha desconocida, *M. Gómez P.* M636 (IEB); Jardín Botánico Regional de Cadereyta Ing. Manuel González de Cosío, fecha desconocida, *R. Hernández M.* 9792 (IEB, MEXU); al E de Vizarrón, 31. VIII.1994, *R. Hernández M.* 10755 (IEB); 16 km al NE de Vizarrón, sobre el camino a San Joaquín, 11.X.1988, *J. Rzedowski* 96 (IEB); 2 km al SE de Pathé, sobre el camino a Tecozautla, 13.VI.1997, *J. Rzedowski* 53412 (IEB); 4 km al NE de San Javier, sobre el camino a Sombrerete,



23.IX.2000, G. Ocampo 919 (IEB); barrancas al NO de Vizarrón, 16.X.2009, Y. Pantoja H. 739 (IEB); al E de Vizarrón, 3.XI.1968, H. Puig 3515 (ENCB); 5 mi by road. NE of Vizarrón, road to Jalpan, 8.XI.1970, G. L. Webster 16268 (MEXU); 10 km al S de Vizarrón, 16.IX.1977, S. Zamudio 2004 (ENCB, IEB, MEXU); al O de Vizarrón, 11.VIII.1977, S. Zamudio 2324 (IEB, MEXU, UAMIZ); La Laja, 8 km al NE de San Javier las Tuzas, 13.VIII.1977, S. Zamudio 2372 (IEB); 9 km al NE de Vizarrón, sobre la carretera a San Joaquín, 11.III.1978, S. Zamudio 2687 (ENCB, IEB, MEXU); 6 km al N de Vizarrón, 11.IX.1990, S. Zamudio 8050 (IEB); arroyo Carneros, 3.6 km al NO de la Mora, por la carretera a San Joaquín, 29.IX.1996, S. Zamudio 10037 (IEB); extremo N de la Presa Zimapán, antiguo camino a Rancho Nuevo, 29.IX.2007, S. Zamudio 13902 (IEB); 3 km al O de Vizarrón, 8.XI.2008, S. Zamudio 14240 (IEB); 5 km al O de San Javier las Tuzas, 17.XI.2010, S. Zamudio 14906 (IEB); 3 km al NE de San Javier las Tuzas, 26.IX.2012, S. Zamudio 15828 (IEB). Municipio Colón, alrededor del poblado El Zamorano,

29.IX.1993, R. Hernández M. 10319 (MEXU); 11 km al O de la Esperanza, 21.VII.1990, S. Zamudio 8008 (IEB). Municipio El Marqués, km 16-17 camino a Amealco, 3.IX.1977, E. Argüelles 807 (MEXU); camino arriba de La Cañada, 5.VIII.1979, E. Argüelles 1295 (ENCB, MEXU) loc. cit., 5.VII.1987, E. Argüelles 2979 (IEB, MEXU). Municipio Ezequiel Montes, subiendo un poco al monte Bernal, 14.VIII.1991, E. Argüelles 3346 (IEB, MEXU); 3 km al O de las Rosas, sobre la carretera a Tequisquiapan, 8.IX.1990, J. Rzedowski 50027 (IEB). Municipio Huimilpan, Los Cues, subiendo el monte, E. Argüelles 1672 (ENCB, MEXU); camino entre Querétaro - Huimilpan y carretera México Los Cues, km 8-9, 29.VI.1986, E. Argüelles 2534 (IEB). Municipio Jalpan de Serra, Jalpan, 12.X.1980, E. Argüelles 1485 (MEXU); 6-8 km de Tancoyol, camino a Zoyapilca, 28.III.1989, E. Carranza 1596 (IEB); 4 km al SE de Tancoyol, 16.II.1985, R. Fernández N. 2682 (IEB, MEXU). Municipio Landa de Matamoros, Matzacintla, 29 km al NE de Jalpan, 28.IV.1982, R. Hernández M. 7175 (IEB); Matzacintla, 29



Figura 8: *Salvia melissodora* Lag, inflorescencia. (Foto: S. Zamudio).

km al NE de Jalpan, 28.IV.1982, R. Hernández M. 7176 (MEXU). Municipio Peñamiller, Río Blanco, 30.V.2004, P. Balderas 593 (IEB); 3 km al N de Cuesta Colorada, 23.XII.1982, R. Hernández M. 9232 (MEXU); 2 km al NO de Camargo, 28.IX.1980, S. Zamudio 5768 (IEB); El Lindero, 23.IX.2002, S. Zamudio 12063 (IEB). Municipio Santiago de Querétaro, km 6, camino a Huimilpan, 27.VII.1984, E. Argüelles 2156 (IEB, MEXU); Parque Nacional El Cimatario, 17.VII.2003, P. Balderas 288 (IEB); El Nabo, 10.X.2002, L. Hernández 5023 (IEB, MEXU); cañada frente a Rancho Nuevo, delante de Los Cajones, 14.XI.2003, L. Hernández 5201 (IEB). Vera-cruz, municipio Huayacocotla, lado E de la barranca de Santiago, 23.X.1970, R. Hernández M. 41606 (MEXU). Zacatecas, municipio Juchipila, al O de Pueblo Viejo, ce-rro de Piñones, ladera E, camino al rancho de Antonio Benavides, 7.VIII.1998, J. J. Balleza C. 8712 (MEXU).

10) *Salvia occidua* Epling, Regni Veg. Beih. 110: 173. 1939. TIPO: MÉXICO. Oaxaca, San Miguel del Puerto, F. M. Liebmman 15697 (holotipo: C!).

Hierbas perennes, de 1-2 m de alto; tallos ramificados, entrenudos 3-7 cm, glabrescentes, ocasionalmente con tricomas simples, 0.1-0.2 mm de largo; peciolo de 5-7 mm de largo, glabrescente, tricomas simples, 0.3 mm de largo; lámina foliar lanceolado elíptica, 8-12 cm de largo, 2.5-4 cm de ancho, ápice agudo, base cuneada, margen aserrado, haz bullado-rugoso, glabrescente, con tricomas simples, 0.3 mm de largo, envés glabrescente, con tricomas simples, 0.3 mm de largo; inflorescencia indefinida, con 1 o 3 racimos terminales, espiciformes, 6-15 cm de largo, con verticilastros a lo largo del raquis, distanciados 6.5-7 mm en la parte media, con 8-12 flores, raquis viloso, con tricomas simples, 0.3 mm de largo; brácteas no vistas; pedicelo 1.6-2 mm de largo, viloso, con tricomas simples, 0.3 mm de largo; cáliz tubular, 4.5-5 mm de largo, 2.5-4 mm de ancho, con labios caudados; el superior con 5 venas, viloso, con tricomas simples, 0.4 mm de largo; corola blanca, 8-9 mm de largo; tubo ventricoso, 4.5-5.5 mm, con 2 papilas en su interior; labio superior galeado,

3.5-4 mm de largo, viloso, en el dorso y margen del labio con tricomas simples; el inferior trilobado, 2.5-4.5 mm de largo, más largo que el superior; androceo con anteras elipsoides, dorsifijas y monotecas, filamento 5-5.5 mm de largo, estaminodios 2; gineceo con estilo bifido, ligeramente barbado, 8-9 mm de largo, rama anterior 0.7-0.8 mm de largo, rama posterior 1.5-2 mm de largo; mericar-pos no vistos.

Distribución y ecología: Oaxaca. Bosque tropical subcaducifolio. Altitud 250 a 950 m. Floración de noviembre a diciembre.

Esta especie es la más distinta del grupo, es fácilmente reconocida por presentar laminas foliares lanceolado-elípticas, grandes de 8-12 cm, mientras que las demás especies nunca tienen las láminas lanceolado-elípticas, más bien, presentan láminas deltoide, ovada a ovado lanceolado y el largo de las mismas es de 1-8 cm.

Material examinado. MÉXICO. Oaxaca, distrito Pochutla, municipio San Miguel del Puerto, en San Miguel del Puerto, carretera nueva rumbo al Faro, 18.XI.2000, F. López 441 (IEB); en San Miguel del Puerto, Cascadas de Copalitilla, 19.XI.1999, E. Martínez S. 33132 (IEB); en San Miguel del Puerto, 18.XII.2013, E. I. Olvera M. s.n. (EBUM).

11) *Salvia pannosa* Fernald, Proc. Amer. Acad. Arts Sci. 40: 54. 1904. TIPO: MÉXICO. Puebla, Tehuacán, C. G. Pringle 8593 (holotipo: GH!, isotipos: BM!, CM!, GH!, HBG!, K!, MEXU!, MIN!, MSC!, NY!, P!, RSA!).

Plantas arbustivas, de 0.5-1.5 m de alto; tallos poco ramificados, entrenudos 1 a 6 cm, glabrescentes, ocasionalmente con tricomas simples muy cortos, de 0.1-0.2 mm de largo; peciolo 8-30 mm de largo, glabrescente con tricomas simples 0.1-0.2 mm de largo; lámina foliar, discolora, ovado-lanceolada a lanceolada, 1.5-4.5 cm de largo, 0.8-2.5 cm de ancho, ápice agudo a obtuso, base truncada, en ocasio-



nes redondeada o cordada, margen aserrado, haz bullado-rugoso, glabrescente, con tricomas simples, 0.1-0.2 mm de largo, envés canescente, con tricomas simples, cortos, 0.1 mm de largo; inflorescencia indefinida, con 1 o 3 racimos terminales, espiciformes, 4-20 cm de largo, con verticilastros a lo largo del raquis, distanciados 10-33 mm en la parte media, con 8-12 flores, raquis glabrescente, con tricomas glandular-capitados, 0.1-0.2 mm de largo y glándulas sésiles esparcidas; brácteas ovadas, marrón claro, pronto deciduas, acuminadas, margen entero y ciliado, 2-5.5 mm de largo, 1.5-3.5 mm de ancho, con tricomas simples, 0.1-0.3 mm de largo, glabrescentes; pedicelo de (0.7)1.3-3.5 mm de largo, glabrescente, con tricomas simples y glandular-capitados, 0.1 mm de largo, ocasionalmente no glandular-capitados; cáliz tubular, 4.5-9.5 mm de largo, 2.5-4.5 mm de ancho, con labios caudados; el superior con 7 venas, con tricomas simples y glandular-capitados, 0.1-0.2 mm de largo y glándulas sésiles evidentes, glabrescente; corola azul a morada, 12.5-13 mm de largo; tubo ventricoso, 7.5-8.5 mm de largo, sin papilas en su interior; labio superior galeado, 3.5-5.5 mm de largo, viloso, en el dorso y margen del labio con tricomas simples; el inferior trilobado, 4.3-6 mm de largo, más largo que el superior; androceo con anteras elipsoides, dorsifijas, y monotecas, filamento 7.4-7.7 mm de largo, estaminodios 2; gineceo con estilo bífido, ligeramente barbado, 13-14 mm de largo, rama anterior 1-1.3 mm de largo, rama posterior 2.4-3.2 mm de largo; mericarpos no vistos.

Distribución y ecología: Oaxaca, Puebla y Veracruz. Matorral xerófilo, bosque tropical caducifolio y en la ecotonía con el bosque de *Quercus* y *Pinus*. Altitud 1350 a 2900 m. Floración de junio a diciembre.

Salvia pannosa se puede confundir con *S. pericon* por la inflorescencia laxa y la pubescencia en el envés de la lámina foliar, en ambas canescente. Se pueden distinguir por la forma de la lámina foliar, de ovado-lanceolada a lanceolada en *S. pannosa* y ovada en *S. pericon*, además del largo de los tricomas en el tallo y peciolo, más cortos en *S. pannosa* (0.1-0.3 mm) que en *S. pericon* (0.6 mm).

Material examinado. MÉXICO. Oaxaca, municipio desconocido, *P. Tenorio* L. 9456 (MEXU). Distrito de Coixtlahuaca, municipio Concepción Buenavista, cerro Cedro, al O de El Enebro, 22.X.1984, *P. Tenorio* L. 7964 (MEXU). Municipio Tepelmeme, cañada de Carrizalillo, cerro Verde, 17.VIII.1984, *P. Tenorio* L. 6958 (MEXU); Cerro Verde al N de Tepelmeme. 18.VII.1985, *P. Tenorio* L. 9285 (MEXU). Distrito de Cuicatlán, municipio San Pedro Jocotipac, Loma de en medio 5 km al SE de San Pedro Nodón brecha a San Pedro Jocotipac, 24.X.1991, *P. Tenorio* L. 17872 (MEXU). Distrito de Huajuapán, municipio Santa Catarina Zapouilla, Portezuelo Majada Grande, cerro Volcotepec al S de Membrillos, 9.XI.1986, *P. Tenorio* L. 12397 (MEXU); cañada al O de Membri-llos, camino a el Arco, distrito Huajuapán, 14.IX.1991, *P. Tenorio* L. 17486 (MEXU). Distrito Huajuapán, Rin-cón del Tecolote, al NO de Guadalupe Membrillos, 17.X.1991, *P. Tenorio* L. 17668 (MEXU); cerro Gato, al E de Guadalupe Membrillos. 24.XI.1991, *P. Tenorio* L. 18218 (MEXU). Distrito Teposcolula, municipio San-tiago Tejupan, 6 km al E de Tejupan por la carretera a Suchixtlahuaca. 8.IX.1990, *A. Salinas* T. 5616 (MEXU). Distrito de Tlacolula, municipio Teotitlán del Valle, Coixtlahuaca, Concepción Buenavista, base del cerro Pluma, base del cañón del puente Santa Lucía, aproximadamente sobre el km 99-100 de la carretera (cuota) Tehuacán - Oaxaca, 4.VI.1994, *J. L. Panero* 4025 (IEB). Puebla, municipio Atzingo, barranca de Tlacuilosto, al SO de San Juan Atzingo, 21.X.1986, *P. Tenorio* L. 12147 (MEXU). Municipio Caltepec, 2 km al E de la inter-sección Tehuacán - Orizaba - Esperanza, 18.VII.1990, *A. Salas* T. 5454 (MEXU); barranca del Agua Fría, 1.5 km al O de San Luis Atotitlán, 5.VII.1983, *P. Tenorio* L. 4015 (MEXU); barranca del Agua Fría, 1.5 km al O de San Luis Atotitlán, 13.VIII. 1983, *P. Tenorio* L. 6836 (IEB, MEXU); Rincón de la Hierba, La Mesa Chica al O de Caltepec, 20.IX.1984, *P. Tenorio* L. 7267 (MEXU); Rincón de la Hierba, La Mesa Chica al O de Caltepec, 8.X.1984, *P. Tenorio* L. 7616 (MEXU); cerro el Gavi-lán del Ejido, SO de Caltepec, 7.XI.1984, *P. Tenorio* L. 7994 (MEXU); Mesa de Buenavista, al N de Caltepec,

11.XII.1983, *P. Tenorio L. 5085* (MEXU); 7 km al E de Azumbilla, carretera a Vicente Guerrero, 16.IX.1991, *P. Tenorio L. 17519* (MEXU). Municipio Nicolás Bravo, along Tehuacán - Orizaba highway just above Azumbilla, 18.VII.1961, *C. E. Smith Jr. 3948* (MEXU); 2 km al N de Nicolás Bravo, 23.IX.1984, *P. Tenorio L. 7300* (MEXU); 1 km al NO de Nicolás Bravo, 24.VI.1985, *P. Tenorio L. 9079* (MEXU). Municipio San Antonio Cañada, San Esteban behind cerro Colorado, between Nacoxcalco and San Antonio Cañada, 13.VII.1961, *C. E. Smith Jr. 4093* (MEXU). Municipio Tepanco de López, 7 km al NO de Teotepec, brecha a Nopala, 27.IX.1984, *P. Tenorio L. 7463* (MEXU). Veracruz, municipio Acultzingo, Acul-tzingo, 18.VII.1986, *P. Tenorio L. 11805* (MEXU).

- 12) *Salvia paupercula* Epling, Repert. Regni Veg., Beih. 110: 173. 1939. TIPO: MÉXICO. Puebla, Rancho Posada, *F. Arsène 385* (holotipo: US!, isotipos: MPU!, UC!, US!, P!).

Plantas arbustivas; tallo ramificado, entrenudos 2-5 cm, viloso cuando jóvenes, con tricomas dendríticos; peciolo 1-8 mm de largo; lámina foliar ovado-oblonga, 1.5-2 cm de largo, haz bullado-rugoso, ápice obtuso, base redondeada, margen aserrado; inflorescencia indefinida, con 1 o 3 racimos terminales, espiciformes, con verticilastros a lo largo del raquis, distanciados 3.4-9 mm en la parte media, con 2-6 flores, raquis viloso, con tricomas glandular-capitados; brácteas marrón claro, pronto deciduas, ovadas, acuminadas, margen entero, 6-6.5 mm de largo, 2.5-3 mm de ancho; pedicelo 1.4-2.7 mm de largo, viloso, con tricomas glandular-capitados; cáliz tubular, 4-5.5 mm de largo y 2-2.5 mm de ancho, con labios caudados, viloso, con tricomas glandular-capitados; corola 5-8.5 mm de largo; tubo 5-5.5 mm de largo, con dos papilas en su interior; labio superior galeado, 2.4-2.8 mm de largo, en el dorso con tricomas glandular-capitados; el inferior trilobado, 3-3.4

mm de largo, más largo que el superior; androceo con anteras elipsoides, dorsifijas y monotecas, estaminodios 2; gineceo con estilo bifido, ligeramente barbado, 6.8-8 mm de largo, rama anterior 0.5-0.7 mm de largo, rama pos-

terior 1-1.2 mm de largo; mericarpos ovoides, 0.6-0.8 × 0.4-0.5 mm de ancho, marrones claros, glabros.

Aparte de la colecta de Arsène, de octubre de 1909, no se encontraron ejemplares de esta especie en ninguno de los herbarios visitados ni en viajes de colecta, por lo que no fue posible completar la descripción original, realizada por Epling. Sin embargo, se incluyen algunos caracteres adicionales, que se lograron evaluar en las fotografías de los isotipos.

Salvia paupercula se puede confundir con *S. melissodora*, por la forma de la lámina foliar ovada; aunque, en observaciones más detalladas, se aprecia que la lámina foliar es distinta en forma y tamaño; en *S. melissodora* es de ovada a ovado-lanceolada de 2 a 6 cm de largo y peciolo de 9 a 12 mm y en *S. paupercula* la lámina foliar es ovado-oblonga de 1.5 a 2 cm de largo y peciolo de 1 a 8 mm.

- 13) *Salvia periconia* B.L. Turner, *Phytologia* 91(2): 260-261. 2009. TIPO: MÉXICO. Oaxaca, Coixtlahuaca, cerro Pericón, 5 km al N de San Pedro Nopala, *A. García 2342* (holotipo: TEX!).

Hierbas perennes, de 0.5-1 m de alto; tallos poco ramificados, entrenudos 5-9 cm, glabrescentes, con algunos tricomas simples, 0.6 mm de largo; peciolo 10-30 mm de largo, viloso, con tricomas simples, 0.7 mm de largo; lámina foliar discolora, deltoide a ovada, 1.5-5 cm de largo, 1-3 cm de ancho, ápice agudo, base cordada, margen aserrado, haz bullado-rugoso, glabrescente, con tricomas simples, 0.1 mm de largo, envés canescente, con tricomas simples, 0.1 mm de largo; inflorescencia indefinida, con racimo terminal, espiciforme, 5-16 cm de largo, con verticilastros a lo largo del raquis, distanciados 10-28 mm en la parte media, con 10-12 flores, raquis viloso, con tricomas simples, 0.1 mm de largo; brácteas ovadas, marrón claro, pronto deciduas, acuminadas, con margen entero y ciliado, 7.5 mm de largo, 6 mm de ancho, glabrescentes; pedicelo 3 mm de largo, viloso, con tricomas simples, 0.1 mm de largo; cáliz tubular, 8-10.5 mm de largo, 3-3.5 mm de ancho, con labios caudados; el superior con 7 venas,



viloso, con tricomas simples, 0.1 mm de largo; corola blanca, ventricosa, 16 mm de largo; tubo ventricoso, 10-13 mm de largo, sin papilas en su interior; labio superior galeado, 5-6 mm de largo, viloso, con tricomas simples en el dorso; el inferior trilobado, 4.5-6 mm de largo, más largo que el superior, ocasionalmente subiguales; androceo con anteras elipsoides, dorsifijas y monotecas, filamento 7.3-11 mm de largo, estaminodios 2; gineceo con estilo bífido, barbado, 13-14.2 mm de largo, rama anterior 0.9-1.5 mm de largo, rama posterior 2.2-2.8 mm de largo; mericarpos no vistos.

Distribución y ecología: Oaxaca. Ecotonía con el bosque de *Quercus* y matorral xerófilo. Altitud 2320 m. Floración en julio.

Salvia pericon es similar a *S. pannosa*, véanse las diferencias morfológicas bajo *S. pannosa*.

Material examinado. MÉXICO. Oaxaca, distrito Teposcolula, municipio Tamazulapan, cerro Pericón, al NO de San Pedro Nopala, 6.VII.1986, P. Tenorio L. 11597 (IEB).

14) *Salvia ramosa* Brandegees, Zoë 5: 255. 1908. TIPO: MÉXICO. Puebla, Cerro de Mazize, C. A. Purpus 2578 (holotipo: UC!).

Plantas arbustivas, de 0.5-1.5 m de alto; tallos muy ramificados, entrenudos 0.5-4 cm, vilosos cuando jóvenes, con tricomas dendríticos, 0.2-0.5 mm de largo, glabrescente en la madurez; peciolo 4.5-10 mm de largo, viloso, con tricomas dendríticos, 0.1-0.4 mm de largo; lámina foliar, discolora, ovada, 2-3.5 cm de largo, 1-2 cm de ancho, ápice agudo a obtuso, base truncada, redondeada o cordada, margen aserrado, haz bullado-rugoso, glabrescente, con tricomas simples y dendríticos, 0.1-0.2 mm de largo, envés canescente, con tricomas dendríticos, 0.1-0.2 mm de largo; inflorescencia indefinida, con 1-3 racimos terminales, espiciformes, 4-23 cm de largo, verticilastros a lo largo del raquis, dis-

tanciados 7-11 mm en la parte media, con 8-12 flores, raquis viloso, con tricomas dendríticos, 0.2-0.5 mm de largo; brácteas ovadas, marrón claro, pronto deciduas, acuminadas, margen entero, 3.5-5 mm de largo, 2-3 mm de ancho, viloso, con tricomas dendríticos, 0.2-0.5 mm de largo; pedicelo 1-1.6 mm de largo, viloso, con tricomas dendríticos, 0.3-0.5 mm de largo; cáliz tubular a campanulado, 3.8-4.5 mm de largo, 2-3.6 mm de ancho, con labios caudados; el superior con 7 venas, viloso, con tricomas dendríticos, 0.3-0.8 mm de largo; corola azul a morada, 6.5-7.6 mm de largo; tubo ventricoso, 3-4.5 mm de largo, con 2-4 papilas en su interior; labio superior galeado, 2-3 mm de largo, viloso, en el dorso con tricomas dendríticos, que generalmente se mezclan con tricomas simples y glandular-capitados; el inferior trilobado, 2.5-5 mm de largo, más largo que el superior; androceo con anteras elipsoides, dorsifijas y monotecas, filamento de 3.7-4 mm de largo, estaminodios 2; gineceo con estilo bífido, barbado, 5.5-6 mm de largo, rama anterior 0.6-0.9 mm de largo, rama posterior 1.3-1.5 mm de largo; mericarpos ovoides, 1.5 × 1 mm, marrones claro, lisos, glabros.

Distribución y ecología: Oaxaca y Puebla. Matorral xerófilo y bosque de *Pinus-Quercus*. Altitud 1900 a 2100 m. Floración de mayo a diciembre.

La similitud morfológica de *S. ramosa* y *S. variana* llevó a Turner (2009) a incluir a *S. ramosa* en la sinonimia de *S. variana*. Sin embargo, se deben mantener ambas especies como válidas, en base a que *S. ramosa* tiene corolas más pequeñas (6.5-7.6 mm) que *S. variana* (9-14 mm) (Cuadro 2). Además, el dorso del labio superior de la corola de *S. ramosa* tiene tricomas dendríticos y ocasionalmente simples y glandular-capitados, mientras que *S. variana* nunca presenta tricomas dendríticos.

Material examinado. MÉXICO. Oaxaca, distrito del Centro, municipio San Antonio de la Cal, cerro San Antonio, 8.IX.1921, C. Cowxalli 4235 (MEXU). Distrito de Coixtlahuaca, municipio Concepción Buenavista,

Cuadro 3: Comparación entre *Salvia ramosa* Brandegey y *S. variana* Epling.

	<i>S. ramosa</i>	<i>S. variana</i>
Pedicelo (mm)	1-1.6	1.2-3.5
Longitud del cáliz (mm)	3.8-4.5	4.5-6.5
Ancho del cáliz (mm)	2-3.6	3-4.5
Longitud de la corola (mm)	6.5-7.6	9-14
Longitud del labio superior (mm)	2-3	3-6
Longitud de labio inferior (mm)	2.5-3	5.5-8
Tipo de tricomas sobre el dorso del labio superior de la corola	tricomas dendríticos, ocasionalmente entremezclados simples y/o glandular capitados.	tricomas simples y/o glandular capitados

cerro La Torrecilla al O de El Enebro, 25.VIII.1984, *P. Tenorio L. 7132* (MEXU), cerro Cedro, al O de El Enebro, 22.X.1984, *P. Tenorio L. 7962* (MEXU); cerro Cedro, al O de El Enebro, 20.VII.1985, *P. Tenorio L. 9408* (MEXU). Distrito de Huajuapán de León, muni-cipio Huajuapán de León, La Reforma entre Huajuapán de León y Tamazulapán, 6.VII.1985, *R. Torres C. 6657* (ENCB, MEXU). Distrito de Teotitlán, municipio Santa María Tecomavaca, 1 km al O de Pochotepec, 25.IX.1990, *P. Tenorio L. 17205* (MEXU). Distrito de Tlacolula, municipio San Lorenzo Albarradas, 4.7 km al NE de San Bartolo Albarradas. Camino a Totontepec 7.VIII.1985, *R. Torres C. 7014* (MEXU). Puebla, muni-cipio Caltepec, Barranca Rincón del Guayabo (tributaria de Barranca de Coyomeapan), 5 km al S de San Luis Atotitlán, 6.XI.2011, *P. Carrillo R. 6507* (IEB); La Mesa de Buenavista, al N de Caltepec, 11.XII.1983, *P. Tenorio L. 5082* (IEB, MEXU); La Mesa de Buenavista, al N de Caltepec, 19.IX.1984, *P. Tenorio L. 7262c* (MEXU); ce-rrro El Gavilán, al SE de Caltepec, 17.X.1984, *P. Tenorio L. 7292* (MEXU); cerro El Gavilán, al SE de Caltepec, 17.X.1984, *P. Tenorio L. 7729* (IEB, MEXU); El Trueno al SO de Caltepec, 18.V.1986, *P. Tenorio L. 11289* (IEB, MEXU).

- 15) *Salvia tenorioi* Ramamoorthy ex B. L. Turner, *Phytologia* 91(2): 262-263, 2009. TIPO: MÉXICO. Puebla, Teontepec, 14 km al NO de Teontepec, brecha Nopala, *P. Tenorio L. 10648* (holotipo: TEX!).

Plantas arbustivas, de 1 m de alto; tallos muy ramificados, entrenudos 2-6 cm, vilosos cuando jóvenes, con tricomas simples, 0.1-0.3 mm de largo, glabrescentes en la madurez; peciolo 3-7 mm de largo, viloso, con tricomas simples, 0.1-0.3 mm de largo; lámina foliar, discolora, ovada y ocasionalmente orbicular, 0.6-2 cm de largo, 0.5-1 cm de ancho, ápice agudo a obtuso, base truncada o redondeada, margen aserrado, haz bullado-rugoso, glabrescente, con tricomas simples, 0.1-0.3 mm de largo, envés viloso, con tricomas simples, 0.1-0.3 mm de largo; inflorescencia indefinida, en racimo terminal, espiciforme, 5-13 cm de largo, verticilastros a lo largo del raquis, distanciados 3-5 mm en la parte media, con 4-6 flores, raquis viloso, con tricomas glandular-capitados, 0.2-0.3 mm de largo; brácteas no vistas; pedicelo 2.5-3 mm de largo, viloso, con tricomas simples, cortos, 0.1-0.3 mm de largo; cáliz forma tubular, 6-6.5 mm de largo, 2.5-3.5 mm de ancho, con labios caudados; el superior con 7 venas, viloso, con tricomas glandular-capitados, 0.1-0.3 mm de largo; corola amarilla a rojiza, 10-14 mm de largo; tubo ventricoso, 6.5-9.5 mm de largo, con 2 papilas en su interior; labio superior galeado, 4-4.2 mm de largo, viloso, con tricomas glandular-capitados en el dorso; el inferior trilobado, 3.6 a 4.6 mm de largo, más largo que el superior; androceo con anteras elipsoides, dorsifijas y monotecas, filamento 5-5.4 mm de largo, estaminodios 2; gineceo con estilo bifido, barbado, 11-12 mm de largo, rama anterior 6-9 mm de largo, rama posterior 1.3-1.6 mm de largo; mericarpos no vistos.

Distribución y ecología: Puebla. Bosque de *Pinus-Quercus*. Altitud 2480 m. Floración en septiembre.

Material examinado. MÉXICO. Puebla, mpio. Ni-colás Bravo, cañada El Soldado, 3.8 km al S de Nicolás Bravo, 23.IX.1984, *P. Tenorio L. 7330* (ENCB).



16) *Salvia variana* Epling, Spec. nov. Regni. Veg. Beih. 110(2): 170-171. 1939. TIPO: MÉXICO. Puebla, San Luis Tultitlanapa, C. A. *Purpus* 3288 (holotipo: UC!; isotipos: F!, GH!, MO!, UC!, US!, NY!).

Plantas arbustivas, de 1-2.5 m de alto; tallos muy ramificados, entrenudos 1.5-6 cm, vilosos cuando jóvenes, con tricomas dendríticos, 0.1-0.3 mm de largo, glabrescentes en la madurez; peciolo 5-10 mm de largo, viloso, con tricomas dendríticos, 0.1-0.3 mm de largo; lámina foliar, discolora, deltoide a ovada, 2.5-4 cm de largo, 1.5-3 cm de ancho, ápice agudo a obtuso, base truncada, redondeada o cordada, margen aserrado, haz bullado-rugoso, glabrescente, con tricomas simples, 0.1-0.3 mm de largo, envés canescente, con tricomas dendríticos, 0.1-0.2 mm de largo; inflorescencia indefinida, con 1-3 racimos terminales, espiciformes, 4-15 cm de largo, con verticilastros a lo largo del raquis, distanciados 4-12 mm en la parte media, con 6-12 flores, raquis viloso, con tricomas dendríticos, 0.1-0.3 mm de largo; brácteas ovadas, marrón claro, pronto deciduas, acuminadas, margen entero, 5.5 mm de largo, 3.2 mm de ancho, viloso, con tricomas dendríticos, 0.3 mm de largo; pedicelo 1.2-3.5

mm de largo, viloso, con tricomas dendríticos, simples y bifurcados, 0.2-0.3 mm de largo; cáliz tubular a campanulado, 4.5-6.5 mm de largo, 3-4.5 mm de ancho, con labios caudados; el superior con 5-7 venas, viloso, con tricomas dendríticos, 0.3-0.6 mm de largo; corola rosa a guinda ocasionalmente azul, de 9 a 14 mm de largo; tubo ventricoso, 6-8 mm de largo, con 4 papilas en su interior; labio superior galeado, 3-6 mm de largo, viloso, en el dorso con tricomas simples y/o glandular-capitados y tricomas simples o glandular-capitados en el margen del labio; el inferior trilobado, 4.5-8 mm de largo, más largo que el superior; androceo con anteras elipsoides, dorsifijas y monotecas, filamento 7 mm de largo, estaminodios 2; gineceo con estilo bífido, ligeramente barbado, 9.5-13.5 mm de largo; rama anterior 1-1.2 mm de largo, rama posterior 2-3.5 mm de largo; mericarpos ovoides, 2.8×1.8 mm, marrones claro, lisos, glabros.

Distribución y ecología: Oaxaca y Puebla. Matorral xerófilo y bosque de *Quercus* con elementos de matorral

xerófilo. Altitud 2100 a 2800 m. Floración de agosto a diciembre.

Salvia variana es similar a *S. ramosa*, véanse las diferencias morfológicas bajo *S. ramosa*.

Material examinado. MÉXICO. Oaxaca, distrito de Teposcolula, municipio Villa de Tamazulapan, cerro Pericón, NO de San Pedro Nopala, 13.XI.1985, T. P. *Ramamoorthy* 4777 (IEB). Municipio Teposcolula, enfrente de la fábrica de cal, cerca de Teposcolula, 14.XI.1985, T. P. *Ramamoorthy* 4782b (MEXU). Puebla, municipio Caltepec, La Mesa de Buena Vista, al N de Caltepec, 11.XII.1983, P. *Tenorio* L. 5075 (IEB); barranca del Agua Fría, 1.5 km al O de San Luis Atolotitlán, 3.VIII.1983, P. *Tenorio* L. 6839 (IEB); el Coro, 10 km al NO de Caltepec, ó 6 km al SE de Caltepec, 14.VIII.1984, P. *Tenorio* L. 6866 (IEB). Municipio Tecamachalco, cerro Zapotlán, al O de Ometepec, 23.VIII.1984, P. *Tenorio* L. 7062 (IEB).

CONTRIBUCIÓN DE AUTORES

SILC diseñó el estudio, así como el asesoramiento de EIOM. BYBG revisó ejemplares del herbario IEB. EIOM revisó el material en los distintos herbarios, hizo colectas y realizó el escrito con la ayuda de SILC y BYBG. Todos los autores contribuyeron a la revisión y aprobación del manuscrito final.

FINANCIAMIENTO

Este estudio fue apoyado por la Coordinación de la Investigación Científica de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (proyecto 8.16) a SILC, Instituto de Ecología, A.C. (Cuenta 20006) y a la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) a BYBG, beca de Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) (número 290575) a EIOM.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece a Sergio Zamudio Ruíz, por facilitar las fotografías y sus invaluable aportaciones al manuscrito. A los

encargados de los herbarios EBUM, ENCB, IEB, MEXU y UAMIZ, por las facilidades otorgadas para la consulta. A Jesús G. González-Gallegos, por facilitar la imagen del holotipo de *Salvia evadens*. A José Manuel Ramírez Amezcua por sus ilustraciones y a Damián Piña Bedolla por la preparación de la lámina. A Mariela Alejandre Solorzano por la enseñanza en la elaboración de los mapas. A los acompañantes de colecta y gente que nos invitó a coleccionar junto a ellos: Arnulfo Blanco, Anna Paizanni, Cesar Alfaro, Justino Olvera, Manuel Ramírez, Mario Veliz, Osvaldo Ramirez y Sergio Zamudio. A los miembros de la mesa sino-dal de EIOM: Mario A. Espejo Serna, Gabriela Domínguez Vázquez, Miguel Martínez Trujillo, S. Zamudio Ruíz y Victor W. Steinmann, por sus enseñanzas y crítica revisión.

LITERATURA CITADA

- Ahmed, S., Z. Kapadia e Y. Bardar. 1994. Antibacterial activity of *Salvia santolinifolia*. *Fitoterapia* 65: 271-272.
- Bedolla-García, B. Y. 2012. Filogenia de *Salvia* secc. *Polystachyae* (Lamiaceae). Tesis de doctorado. Facultad de biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán, México. 165 pp.
- Bentham, G. 1833-1836. Labiatarum genera et species: With their general history, characters, affinities, and geographical distribution. London, UK. 783 pp.
- Bentham, G. 1876. Labiatae. In: Bentham, G. y J. Hooker (eds.). *Genera Plantarum*. Vol. 2. W. Pamplin. London, UK. Pp. 1160-1223.
- Bentham, G. 1848. Labiatae. In: de Candolle, A. P. (ed.). *Prodromus systematis naturalis regni Vegetabilis*. Vol. 12. Treuttel & Wurtz. Paris, Francia. Pp. 262-358.
- Brandege, T. S. 1908. New Species of Mexican Plants. *Zoë: A biological Journal* 5: 231-262.
- Chen, H., F. Chen, Y. L. Zhang y J. Y. Song. 1999. Production of lithospermic acid B and rosmarinic acid in hairy root culture of *Salvia miltiorrhiza*. *Journal of Industrial Microbiology & Biotechnology* 22: 133-138. DOI: <http://dx.doi.org/10.1038/sj.jim.2900624>
- Epling, C. C. 1939. A revision of *Salvia*, subgenus *Calosphace*. *Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis*, Beiheftenov. *Regni Vegetabilis* 110: 1-383.
- Epling, C. C. 1940. Supplementary notes on American Labiatae. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 67: 509-534.
- Epling, C. C. 1941. Supplementary notes on American Labiatae II. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 68: 552-568.
- Epling, C. C. 1944. Supplementary notes on American Labiatae III. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 71: 484-497.
- Epling, C. C. 1947. Supplementary notes on American Labiatae IV. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 74: 512-518.
- Epling, C. C. 1951. Supplementary notes on American Labiatae V. *Brittonia* 7: 129-142.
- Epling, C. C. y M. E. Mathias. 1957. Supplementary notes on American Labiatae VI. *Brittonia* 8: 297-313.
- Espejo, A. y T. P. Ramamoorthy. 1993. Revisión taxonómica de *Salvia* sección *Sigmoideae* (Lamiaceae). *Acta Botanica Mexicana* 23: 65-102.
- Fernald, M. L. 1900. A synopsis of the Mexican and Central America species of *Salvia*. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences* 35: 489-556.
- Fernald, M. L. 1901. Some new spermatophytes. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences* 36: 489-506.
- Fernald, M. L. 1904-1905. Some new species of Mexican and Nicaraguan dicotyledones. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences* 40: 52-58.
- Fernald, M. L. 1910. Little Known Mexican Plants. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences* 45: 415-422.
- Fernández-Alonso, J. L. 1995. Estudios en labiatae de Colombia II. Novedades en *Salvia* sect. *Longipes* Epl. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 53(1): 41-46.
- Fernández-Alonso, J. L. 2006. Revisión taxonómica de *Salvia* sección *Siphonantha* (Labiatae). *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 63(2): 145-157. DOI: <http://dx.doi.org/10.3989/ajbm.2006.v63.i2.4>
- Fragoso, I. 2014. Análisis filogenético del complejo *Salvia lavanduloides* Kunth (Lamiaceae). Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México. 202 pp.
- Frodin, D. G. 2004. History and concepts of big plant genera. *Taxon* 53(3): 753-776.



- González, G., J. G. 2014. Revision of *Salvia* Subg. *Calosphace* sect. *Membranaceae* (Lamiaceae). *Teleopea* 16: 43-81. DOI: <http://dx.doi.org/10.7751/teleopea20147483>
- González, G. J. G. y A. Castro-Castro. 2016. *Salvia evadens* sp. nov. (Lamiaceae) from Sierra del Halo, Jalisco, México. *Nordic Journal of Botany* 34: 390-394. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/njb.01091>
- Google. s.f. Mapa de México en Google maps. Recuperado en septiembre de 2016 de <https://www.google.com.mx/maps>
- Grundmann, O., S. M. Phillips, I. Zadezensky y V. Butterweck. 2007. *Salvia divinorum* and Salvinorin A: an update on pharmacology and analytical methodology. *Planta Medica* 73: 1039-1046. DOI: <http://dx.doi.org/10.1055/s-2007-981566>
- Guillén, M. D., N. Cabo y J. Burillo. 1996. Characterization of the essential oils of some cultivated aromatic plants of industrial interest. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 70: 359-363. DOI: [http://dx.doi.org/10.1002/\(SICI\)1097-0010\(199603\)70:3<359::AID-JSFA512>3.0.CO;2-0](http://dx.doi.org/10.1002/(SICI)1097-0010(199603)70:3<359::AID-JSFA512>3.0.CO;2-0)
- Hijmans, R. J., L. Guarino y P. Mathur. 2012. DIVA-GIS. Version 7.5. A geographic information system for the analysis of species distribution data. Manual available <http://www.diva-gis.org>.
- JSTOR. 2000-2016. JSTOR Global Plants, <https://plants.jstor.org/> (consultado en sep 2016).
- Kamatou, G. P. P., N. P. Makunga, W. P. N. Ramogola y A. M. Viljoen. 2008. South African *Salvia* species: a review of biological activities and phytochemistry. *Journal of Ethnopharmacology* 119: 664-672. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.jep.2008.06.030>
- Lagasca, M. 1816. *Genera et species plantarum quae aut novae sunt aut nondum recte cognoscuntur*. Madrid, España. 35 pp.
- Lamarck, J. B. y J. L. M. Poiret. 1817. *Encyclopedie methodique. Botanique. Supplement. Vol 5*. Agasse. Paris, France. 707 pp.
- McNeill J. Ch., F. R. Barrier, H. M. Burdet, V. Demoulin, D. L. Hawksworth, K. Marhold, D. H. Nicolson, J. Prado, P. C. Silva, J. E. Skog y J. H. Wiersema. 2012. International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Melbourne Code): Adopted by the Eighteenth International Botanical Congress Melbourne, Australia, July 2011. *Regnum Vegetabile* 154. Disponible en <http://www.iapt-taxon.org/nomen/main.php>
- Peterson, K. 1978. Systematic studies of *Salvia* subgenus *Calosphace* in section *Farinaceae*. Tesis de doctorado. University of Maryland. Washington D.C., USA. 191 pp.
- Ramamoorthy, T. P. 1984a. A new species of *Salvia* (Lamiaceae) from Mexico. *Brittonia* 36(3): 297-299. DOI: <http://dx.doi.org/10.2307/2806530>
- Ramamoorthy, T. P. 1984b. Notes on *Salvia* (Labiatae) in Mexico, with three new species. *Journal of the Arnold Arboretum* 65: 135-143.
- Ramamoorthy, T. P. y M. Elliott. 1998. Lamiaceae de México, diversidad, distribución, endemismo y evolución. In: Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot y J. Fa. *Diversidad biológica: Orígenes y distribución*. Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México, México. Pp. 501-526.
- Reisfield, A. S. 1987. Systematic studies in *Salvia* L. (Lamiaceae) with special emphasis on subgenus *Calosphace* (Benth.) Benth. Section *Dusenostachys* Epl. Tesis de maestría. University of Wisconsin. Madison, USA. 423 pp.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Ed. Limusa. México, D.F., México. 505 pp.
- Rzedowski, G. C. de, J. Rzedowski y colaboradores. 2010. *Flora fanerogámica del Valle de México*. Instituto de Ecología, A.C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Pátzcuaro, Michoacán. 983 pp. Disponible en http://www.biodiversidad.gob.mx/publicaciones/librosDig/pdf/Flora_del_Valle_de_Mx1.pdf
- Santos, E. P. 1991. Genre *Salvia* L. Sous-genre *Calosphace* (Benth.) Benth. Section *Nobiles* (Benth.) Epl. (Labiatae). *Bradea* 4: 436-454.
- Santos, E. P. 1996. Revisión de la section *Rudes* (Benth.) Epling du genre *Salvia* L., sous-genre *Calosphace* (Benth.) Benth. (Labiatae). *Candollea* 51(1): 19-58.
- Santos, E. P. 2004. Notes on *Salvia* sect. *Secundae* (Lamiaceae) and two new species from Brazil. *Kew Bulletin* 59: 285-290. DOI: <http://dx.doi.org/10.2307/4115862>

- Santos, E. P. y R. M. Harley. 2004. Notes on *Salvia* section *Nobiles* (Lamiaceae). Kew Bulletin 59: 103-109. DOI: <http://dx.doi.org/10.2307/4111080>
- Sessé, L. M. y J. M. Mociño. 1894. Flora Mexicana. Edition Secunda. Secretaria de Fomento. México, D.F., México. 240 pp.
- Standley, P. C. y L. O. Williams. 1973. Flora of Guatemala. Fieldiana Botany 24(9): 1-946.
- Torke, B. M. 2000. A revision of *Salvia* sect. *Ekmania* (Lamiaceae). Brittonia 52(3): 265-302. DOI: <http://dx.doi.org/10.2307/2666577>
- Turner, B. L. 1996. Synopsis of section *Axillaris* of *Salvia*. Phytologia 81(1): 16-21.
- Turner, B. L. 2008. Recension of *Salvia* sect. *Farinaceae* (Lamiaceae). Phytologia 90(2): 163-175.
- Turner, B. L. 2009. Recension of Mexican species of *Salvia* sect. *Scorodonia* (Lamiaceae). Phytologia 91(2): 256-269.
- Walker, J. B. 2006. A preliminary phylogenetic analysis of *Salvia* subgenus *Calosphace*. Tesis de doctorado. University of Wisconsin. Madison, USA. 132 pp.
- Yagi, A., K. Fujimoto, K. Tanonaka, K. Hirai y S. Takeo. 1989. Posible active components of tanshen (*Salvia miltiorrhiza*) for protection of the myocardium against ischemia-induced derangements. Planta Medica 55: 51-54. DOI: <http://dx.doi.org/10.1055/s-2006-961824>

Capítulo II

Capítulo II. Filogenómica del cloroplasto para especies de *Salvia* subg. *Calosphace* secc. *Scorodoniae* y especies afines.

2.1 Introducción

Salvia L. s.l es un género gigante (Frodin, 2004) clasificado en cinco subgéneros: *Audibertia* (Benth.) Epling ex Walker, *Calosphace* (Benth.) Epling, *Salvia*, *Sclarea* (Benth.) Epling y *Leonia* (Benth.) Epling (Bentham, 1836, 1876; Epling, 1939). El subg. *Calosphace* es el más grande con ca. de 500 especies, clasificadas en 104 secciones (Epling, 1939, 1940, 1941, 1944, 1947, 1951; Epling y Mathias, 1957). *Calosphace* es endémico de América, se distribuye desde el Sur de Estados Unidos de Norte América hasta Argentina (Walker *et al.*, 2004; Jenks *et al.*, 2013); México es el principal centro de diversificación con aproximadamente 300 especies, de las cuales ca. 232 especies son endémicas, seguido por la cordillera de los Andes con 155 especies (Ramamoorthy y Elliott, 1998, Jenks *et al.*, 2013). A la fecha se han reportado varias propuestas filogenéticas basadas en secuencias, la primera con ADN del cloroplasto *rbcL* y *trnL-trnF* y con un muestreo de 55 especies del género *Salvia* s.l., evidenciando que éste no es monofilético. Sin embargo, los subgéneros hermanos *Calosphace* y *Audibertia* si lo son (Walker *et al.*, 2004). Posteriormente, al incrementar el muestreo a 220 especies, con secuencias del cloroplasto *rpl32-trnL* y núcleo ITS, se ratifica la parafilia del género *Salvia* y monofilia del subg. *Calosphace* (Will y Claßen-Bockhoff, 2017).

Hasta el momento se han publicado dos propuestas filogenéticas para el subg. *Calosphace*, la primera de Walker (2006) con secuencias de ITS, *psbA-trnH* y *trnL-trnF*, donde se evaluaron 170 especies de las ca. 500 del subgénero, pertenecientes a 66 secciones de las 104 *sensu* Epling. Una segunda propuesta que contiene varias muestras del primer estudio, se incluyen 171 taxones (34%) ubicados en 73 secciones (Jenks *et al.*, 2013). La filogenia incluye algunos clados resueltos y con buenos valores de soporte, pero el resto son politomías con bajo soporte bootstrap. De las secciones evaluadas, solo siete resultan monofiléticas (*Blakea*, *Corrugatae*, *Erythrostachys*, *Hastatae*, *Incarnatae*, *Microsphace*, y *Sigmoideae*) y salen cuatro linajes mayores (*S. axillaris*, clado *Hastatae*, clado *Uliginosae* y el núcleo *Calosphace*) que incluyen especies pertenecientes a varias

secciones. Una constante en las propuestas filogenéticas de *Salvia* ha sido la dificultad para obtener propuestas filogenéticas resueltas y con buenos valores de soporte; en *Conradina* A. Gray (Lamiaceae) también se han observado estas problemáticas y se les ha atribuido a hibridación interespecífica (Edwards *et al.*, 2008); en la tribu *Stachydeae* Benth. a evolución reticulada (Roy *et al.*, 2015); en *Sabal* Adans. (Arecaceae) a su baja tasa de evolución molecular (Heyduk *et al.*, 2016); en *Sarracenia* L. (Sarraceniaceae) a radiación reciente (Stephens *et al.*, 2015); y en *Oryza* L. (Poaceae) a sorteo incompleto de linajes (Cranston *et al.*, 2009). Distintas estrategias se han aplicado a estos grupos difíciles, principalmente incrementar el muestreo en pares de base que se secuencian (Wortley *et al.*, 2005) y el número de taxones (Hedtke *et al.*, 2006); además de continuar en la búsqueda de otras regiones polimórficas preferentemente de núcleo de una sola copia (Shaw *et al.*, 2007).

En el caso particular del subg. *Calosphace* se han usado dos muestreos, uno general con el 37.2 % de *Calosphace* y 73 secciones sensu Epling y en grupos focales de secciones o complejos de especies. En la secc. *Lavanduloideae*, para las 19 especies de la sección, con secuencias ITS y *trnL-trnF* (Fragoso-Martínez, 2014); y finalmente la secc. *Membranaceae* con casi todas las especies de la sección, secuenciando las regiones ITS, ETS y *trnL-trnF* (González-Gallegos, 2014); en el complejo de las secciones *Polystachyae*, *Iodantha* y *Purpurea* se evaluaron 95 % de sus especies con secuencias nucleares ITS, ETS y AFLPs (Bedolla-García, 2012). Aunque estos estudios no han incrementado significativamente en el número de pares de base secuenciadas, ni obtenido propuestas filogenéticas robustas.

Dado que son varios los grupos donde es difícil obtener propuestas filogenéticas robustas, Rosenberg y Kumar (2001) han realizado simulaciones en computadora recomiendan evaluar al menos 10,000 pb. Esta estrategia se ha confirmado con datos reales en levaduras, mamíferos y plantas (Rokas y Carroll, 2005). En el caso de *Salvia*, se realizó un ensayo para 60 especies mexicanas, donde se secuenció del cloroplasto *matK*, *psbA-trnH*, *atpF-atpH*, *psbK-psbL*, *rps16*, *ycf1* y del núcleo ITS; donde la mejor propuesta, aunque no bien resuelta, se obtuvo con el análisis concatenado de 2,965 pb de ITS, *rps16* y

dos porciones de *ycf1* (Pérez-García, 2013).

Para *Salvia*, lamentablemente, ni el incremento del muestreo taxonómico, ni el incremento del número de caracteres ha generado mejores filogenias; se siguen obteniendo politomías y bajos valores de soporte. Por lo que se debe implementar una nueva estrategia para incrementar de forma masiva los datos en distintas regiones y encontrar regiones candidato para estudios futuros. Actualmente la opción más viable, aunque cara, para incrementar el muestreo de caracteres, es la secuenciación de genomas completos, por medio de secuenciación masiva en paralelo o nuevas tecnologías de secuenciación (NGS) (Parks *et al.*, 2009, Schatz, *et al.*, 2010; Glenn *et al.*, 2011; Straub *et al.*, 2012; Strickler *et al.*, 2012; El-Metwally *et al.*, 2013; Kim *et al.*, 2014).

Las secuenciación masiva en paralelo proveen una cantidad enorme de datos en un sola corrida de secuenciación (Ruhlman *et al.*, 2006; Schatz *et al.*, 2010; Glenn, 2011; Strickler, 2012). Con el método de secuenciación de Sanger y colaboradores (1977) se obtenían de 700-1000 pb por corrida, ahora se logran 600 Gpb (Kim *et al.*, 2014). Además, no es necesario contar con información genética del grupo para caracterizar el genoma (Straub *et al.*, 2012); ni el clonado en vectores para amplificación *in vivo* (Schatz *et al.*, 2010) y se garantiza la procedencia de los genes o regiones intergénicas a utilizarse (Martin *et al.*, 2005).

Los estudios de NGS se pueden realizar con distintas técnicas y distintos secuenciadores, desde secuenciación de transcriptomas hasta secuenciación de organelos o incluso del genoma nuclear completo (Rocha *et al.*, 2013). En plantas, desde el inicio de la sistemática molecular, el genoma más utilizado para reconstrucción filogenética ha sido el cloroplasto; por su herencia uniparental carece de recombinación (Palmer *et al.*, 1988) y de sorteo incompleto de linajes (Moore *et al.*, 2010), el orden de los genes está altamente conservado y la mayoría de las mutaciones son puntuales (Palmer *et al.*, 1988). Aunque también han existido rearrreglos de regiones que sirven de tipo diagnóstico, como la pérdida de una región IR (Invertida Repetida) en Papilionoideae de Leguminosae (Lavin *et al.*, 1990; Hu *et al.*, 2000) y las inversiones en el genoma de cloroplasto en Asteraceae (Jansen

y Palmer, 1987; Kim *et al.*, 2005), por mencionar algunos.

En este estudio, se evaluaron 14 especies de *Salvia* subg. *Calosphace*, con la técnica de secuenciación masiva en paralelo, para reconstruir su genoma del cloroplasto. Tiene la finalidad de determinar genes y regiones intergénicas polimórficos, con potencial filogenético en estudios futuros. El muestreo constó de siete de las 16 especies (44%) clasificadas en la secc. *Scorodoniae* (*Salvia aequidistans* Fernald, *Salvia breviflora* Moc. & Sessé y *Salvia dugesii* Fernald *Salvia keerlii* Benth., *Salvia melissodora* Lag. *Salvia occidua* Epling, y *Salvia ramosa* Brandegees) (Olvera-Mendoza *et al.*, 2017). Además, de siete especies putativamente emparentadas con *Scorodoniae* que Jenks y colaboradores ubican en su ‘Núcleo *Calosphace*’ (Figura 1); de las secciones *Sigmoideae* (*Salvia inconspicua* Benth. y *Salvia nepetoides* Kunth); *Uricae* (*Salvia amarissima* Ort. y *Salvia urica* Epling); *Atratae* Epling (*Salvia semiatrata* Zucc.); *Mitratae* Epling (*Salvia lasiantha* Benth.); y *Purpurea* Epling (*Salvia areolata* Epling).

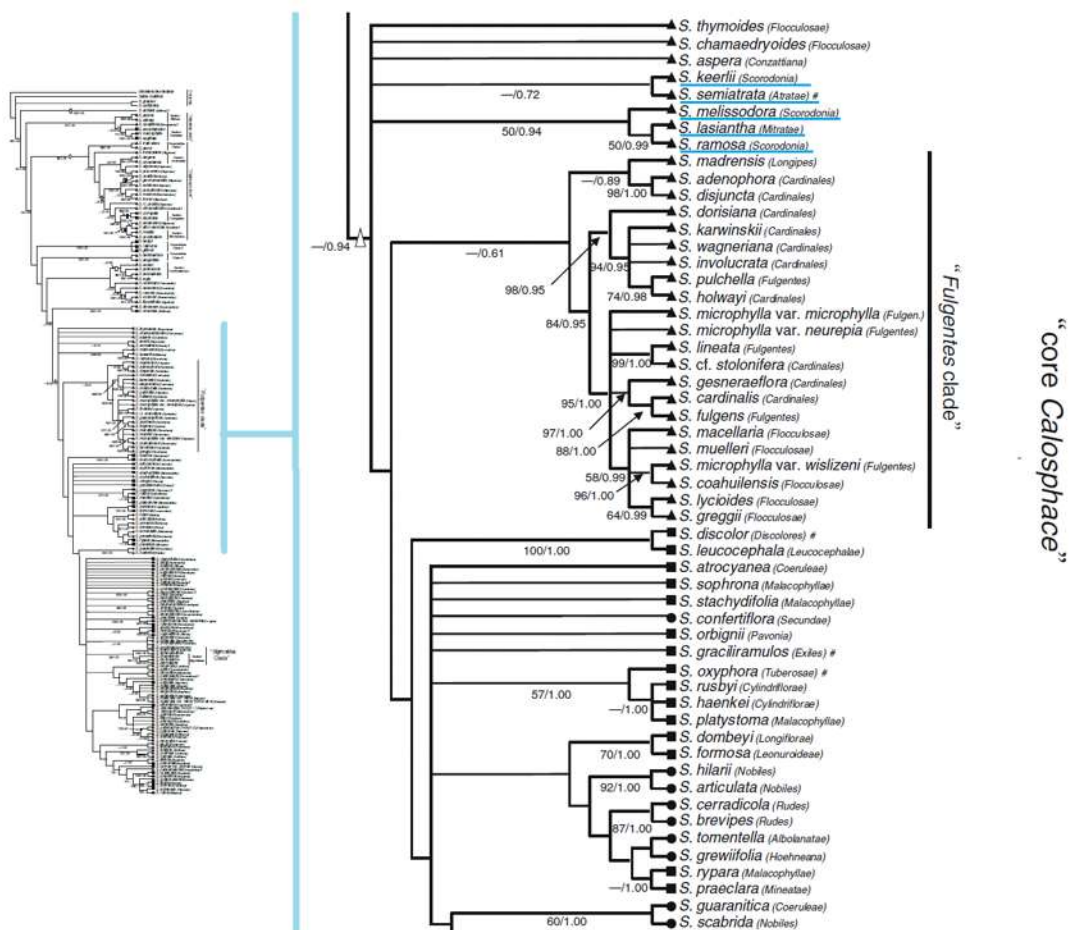
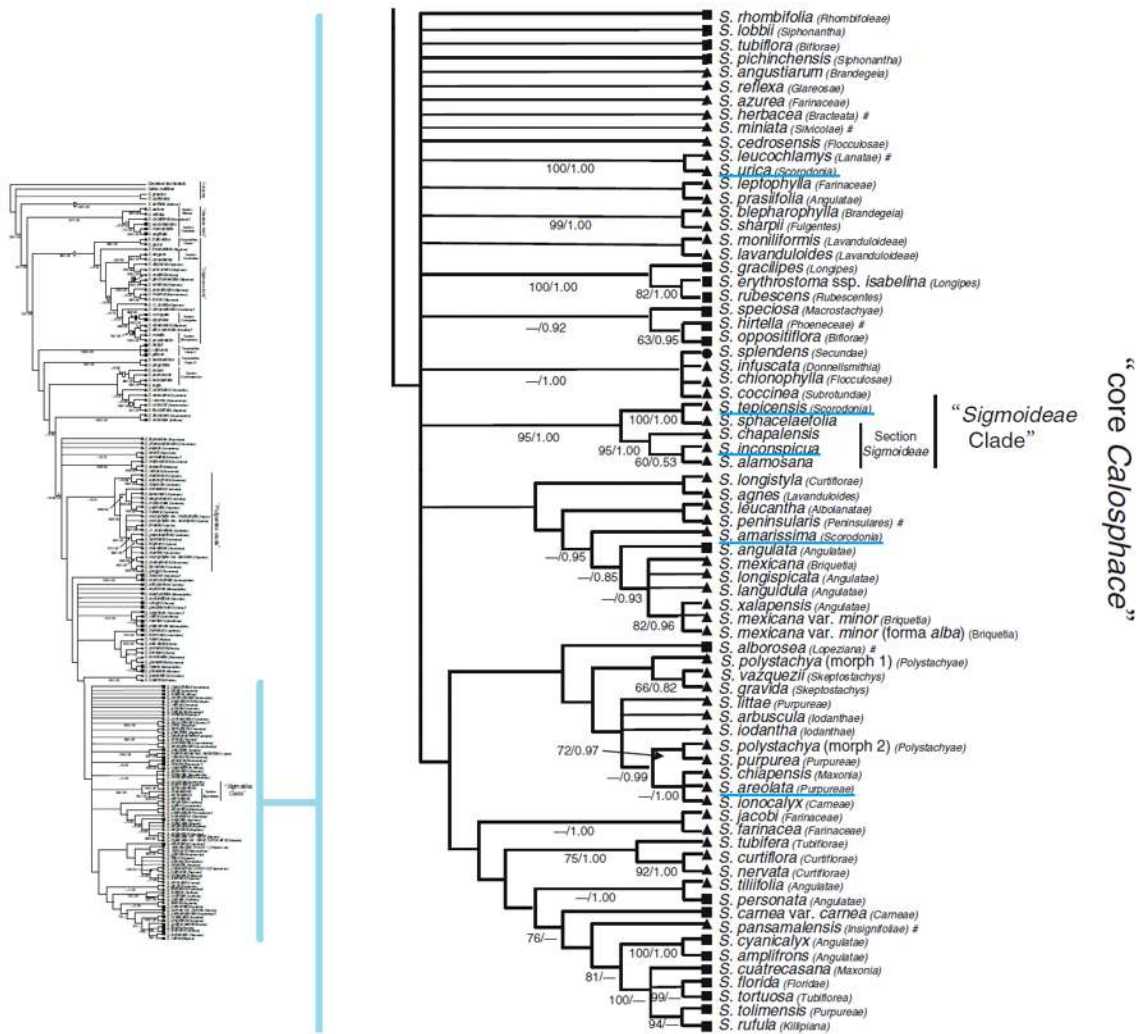


Figura 1: Filogenia preliminar para el subg. *Calosphace* tomado y modificado de Jenks y colaboradores (2013). Las especies evaluadas de la secc. *Scorodoniae* y afines están subrayadas en azul. Continúa en la siguiente página



Continuación de figura 1: Filogenia preliminar para el subg. *Calosphace* tomado y modificado de Jenks y colaboradores (2013). Las especies evaluadas de la secc. *Scorodoniae* y afines están subrayadas en azul.

2.2 Materiales y métodos

2.2.1 Muestreo de los taxa

En este estudio se evaluaron 19 taxa, todos del orden Lamiales, 17 de ellos pertenecientes a la familia Lamiaceae y dos a otras familias; *Boea hygrometrica* (Bunge) R. Br. (Gesneriaceae Rich. & Juss.) y *Sesamum indicum* L. (Pedaliaceae R. Br.); que se incluyeron para robustecer el análisis genómico. Cinco de estos genomas fueron obtenidos de GenBank (Benson *et al.*, 2013) para utilizarse como grupo externo; *Boea hygrometrica* (Bunge) R. Br. (Zhang *et al.*, 2012), *Origanum vulgare* L. (Lukas y Novak, 2013), *Salvia miltiorrhiza* Bunge (Qian *et al.*, 2013), *Sesamum indicum* L. (Yi y Kim, 2012) y *Tectona grandis* L. f. (Thongthawee *et al.*, sin publicar) (Cuadro 1). Los catorce genomas restantes, pertenecen al grupo interno, ubicado en el llamado “núcleo de *Calosphace*” *sensu* Jenks y colaboradores (2013) (Fig. 1). Incluye seis especies de la secc. *Scorodoniae* Epling (*S. breviflora* Moc. & Sessé ex Benth, *S. dugesii* Fernald, *S. keerlii* Benth., *S. melissodora* Lag., *S. occidua* Epling y *S. ramosa* Bandedgee); así como siete de los parientes cercanos putativos de las secciones: *Altratae* Epling (*S. semiatrata* Zucc); *Mitratae* Epling (*S. lasiantha* Benth.); *Purpurea* Epling (*S. areolata* Epling); *Sigmoideae* Epling (*S. aequidistans* Fernald, *S. inconspicua* Benth. y *S. nepetoides* Kunth) y secc. *Uricae* Epling (*S. amarissima* Ort. y *S. urica* Epling).

En la extracción del ADN genómico, se utilizó tejido foliar obtenido de la colecta de especímenes de las diferentes especies en su área de distribución y algunos de jardín botánico. Los ejemplares de respaldo se encuentran almacenados en los herbarios EBUM y RSA-POM. Las hojas fueron desecadas en Silica Gel (Cuadro 2). La extracción de ADN se realizó con el protocolo CTAB (Doyle y Doyle, 1987) modificado por Loockerman y Jansen (1996). Posteriormente se cuantificó el ADN con Qubit® 3.0 NGS Starter para obtener una concentración mínima de 30ng/100ul de ADN de doble cadena.

Cuadro 1. Genomas de cloroplasto utilizados como grupo externo, pertenecientes al Orden Lamiales.

Especie	Familia	Longitud pb	Numero de acceso	Autor
<i>Boea hygrometrica</i> (Bunge) R. Br.	Gesneriaceae	153, 453	NC_016468	Zhang <i>et al.</i> , 2012
<i>Origanum vulgare</i> L.	Lamiaceae	151, 935	JX880022	Lukas y Novak, 2013
<i>Salvia miltiorrhiza</i> Bunge	Lamiaceae	151, 328	NC020431	Qian <i>et al.</i> , 2013
<i>Sesamum indicum</i> L.	Pedaliaceae	153, 324	NC_016433	Yi y Kim, 2012
<i>Tectona grandis</i> L. f.	Lamiaceae	153, 953	HF567869	Thongthawee <i>et al.</i> , sin publicar

Cuadro 2. Material vegetal utilizado para la extracción de ADN.

Sección	Especie	Muestra
<i>Atratae</i>	<i>S. semiatrata</i>	Mark Porter y Sabina Lara 15337. Cabrillo Botanical Garden, California, EUA, octubre 2014.
<i>Mitratae</i>	<i>S. lasiantha</i>	Mario Véliz y Edgar Olvera. 24375. La Zeta, Mpio. Chiantla, Distrito Huehuetenango, Guatemala. Altitud 2184 msnm, 15° 21' 40.24'' N 91° 26' 12'' O. 23 septiembre 2014.
<i>Purpureae</i>	<i>S. areolata</i>	Mario Véliz y Edgar Olvera. 24377, cerca del Mirador, Mpio. Chiantla, Distrito Huehuetenango, Guatemala. Altitud 2981msnm, 15° 23' 57'' N 91° 26' 20.5'' O. 23 septiembre 2014.
<i>Scorodoniae</i>	<i>S. breviflora</i>	Sabina Lara. 171. 3.7 km al S en desviación a Tlayca de la carretera Cuautla-Izúcar de Matamoros (MEX160), Mpio. Jonacatepec, Morelos, México. 2 noviembre 2013.
<i>Scorodoniae</i>	<i>S. dugesii</i>	Edgar Olvera y Osvaldo Ramírez. 727. Jardín Botánico Charco del Ingenio, Mpio. San Miguel de Allende, Guanajuato, México. 18 septiembre 2013.
<i>Scorodoniae</i>	<i>S. keerlii</i>	Edgar Olvera y Justino Olvera. S/n. Camino entre Bernal y Santiago de Querétaro, Mpio. Colón, Querétaro, México. 2 de noviembre 2013.
<i>Scorodoniae</i>	<i>S. melissodora</i>	Edgar Olvera y Justino Olvera. S/n. Mpio. Ixmiquilpan, Hidalgo México. 4 noviembre 2013.
<i>Scorodoniae</i>	<i>S. occidua</i>	Edgar Olvera. S/n. Compostela. San Miguel del Puerto. Distrito de Pochutla, Oaxaca, México. 18 diciembre 2012.
<i>Scorodoniae</i>	<i>S. ramosa</i>	Juan Montero. 1548. Carretera Tlaxiaco-Putla, 9,5 km al SW de Tlaxiaco, Capilla de la virgen de Guadalupe. Distrito de Tlaxiaco, Oaxaca, México. 14 septiembre de 2008.
<i>Uricae</i>	<i>S. amarissima</i>	Edgar Olvera. 738. Peña de Bernal, subiendo la Peña, Mpio Ezequiel Montes, Querétaro, México. 18 septiembre de 2013.
<i>Uricae</i>	<i>S. urica</i>	Mario Veliz y Edgar Olvera. 24364. Recta del Mirador a San Lucas. Mpio. San Lucas Sacatepéquez Departamento Sacatepéquez, Guatemala. 22 septiembre de 2014.
<i>Sigmoideae</i>	<i>S. aequidistans</i>	Edgar Olvera. S/n. Camino de Compostela hacia Tepic, entre el Km 11 y 13, Mpio. Compostela, Nayarit, México. 30 octubre del 2014.
<i>Sigmoideae</i>	<i>S. inconspicua</i>	Juan Montero. 1555. Carretera a San Juan Piñas, 8km al W de San Sebastián Tecomatlahuaca. Distrito Juxtlahuaca, Oaxaca, México. 14 septiembre de 2008.
<i>Sigmoideae</i>	<i>S. nepetoides</i>	Edgar Olvera y Cesar Alfaro. S/n. Las Peras, Mpio. Indaparapeo, Michoacán, México. 12 de diciembre 2013.

2.2.2 Reconstrucción del Genoma de Cloroplasto

La selección de marcadores se realizó a partir de 22 transcriptomas de Lamiaceae, todos excepto el de *Salvia splendens* (Ge *et al.*, 2014) se obtuvieron de la página 1,000Plants (sites.google.com/a/ualberta.ca/onekp/subprojects/angiosperms) (Cuadro 3). Con el programa Marker Minner (Chamala *et al.*, 2015) se ensamblaron los 22 transcriptomas usando como referencia el genoma nuclear anotado de *Arabidopsis thaliana* (The *Arabidopsis* Genome Initiative, 2000). Se alinearon las secuencias con base en los cinco cromosomas de *A. thaliana* en Geneious v.8.1.8 (Kearse *et al.*, 2012) donde se eliminó la secuencia de los intrones, pero se mantuvo el espacio y se adicionaron 20 pb de gaps en cada dirección para posibilitar que los intrones pudieran ser secuenciados en su totalidad. Con los archivos editados por el gen de *Arabidopsis thaliana* se ubicaron los exones de al menos 120 pb de longitud, para diseñar las sondas correspondientes a Lamiaceae (Cuadro 3). A partir de las librerías en MyBaits se diseñaron y construyeron 60,000 sondas pareadas (pair ended), que se usaron para capturar y amplificar las regiones con el secuenciador Illumina HiSeq 2500 (Illumina Inc., San Diego, CA, USA) (Fig. 2).

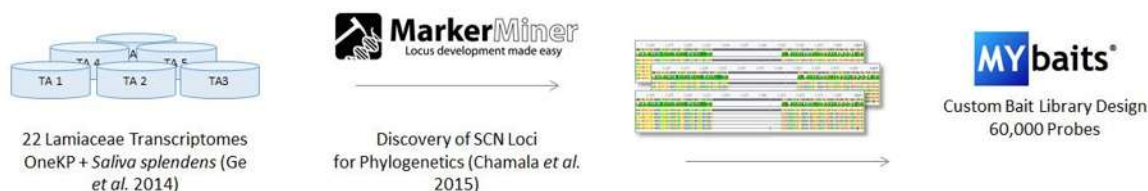


Figura 2. Modificado de @Grant, 2016. Selección de marcadores y construcción de librerías. A partir de transcriptomas alineados se seleccionan sitios de interés por medio de Software MarkerMiner, para finalmente diseñar con MYbaits generar los marcadores necesarios en la amplificación.

Cuadro 3. Transcriptomas de las especies de Lamiaceae utilizadas para la selección de marcadores, ubicación de exones y construcción de sondas.

Especie	Subfamilia	Tribu
<i>Ajuga reptans</i> L.	<i>Ajugoideae</i> Luer	Sin tribu
<i>Leonurus japonicus</i> Houtt.	<i>Lamioideae</i> Harley	Sin tribu
<i>Marrubium vulgare</i> L.	<i>Lamioideae</i> Harley	Sin tribu
<i>Oxera neriifolia</i> (Montrouz.) Beauvis.	<i>Lamioideae</i> Harley	Sin tribu
<i>Oxera pulchella</i> Labill.	<i>Lamioideae</i> Harley	Sin tribu
<i>Agastache rugosa</i> (Fisch. & C.A. Mey.) Kuntze	<i>Nepetoideae</i> Burnett	Mentheae Cantino
<i>Melissa officinalis</i> L.	<i>Nepetoideae</i> Burnett	Mentheae Cantino
<i>Nepeta cataria</i> L.	<i>Nepetoideae</i> Burnett	Nepetoideae Burnett
<i>Poliomintha bustamanta</i> B.L. Turner	<i>Nepetoideae</i> Burnett	Mentheae Cantino
<i>Prunella vulgaris</i> L.	<i>Nepetoideae</i> Burnett	Mentheae Cantino
<i>Pycnanthemum tenuifolium</i> Schrad.	<i>Nepetoideae</i> Burnett	Mentheae Cantino
<i>Rosmarinus officinalis</i> L.	<i>Nepetoideae</i> Burnett	Mentheae Cantino
<i>Salvia officinalis</i> L.	<i>Nepetoideae</i> Burnett	Mentheae Cantino
<i>Salvia splendens</i> Sellow ex Wied-Neuw.	<i>Nepetoideae</i> Burnett	Mentheae Cantino
<i>Thymus vulgaris</i> L.	<i>Nepetoideae</i> Burnett	Mentheae Cantino
<i>Micromeria fruticosa</i> Druce	<i>Nepetoideae</i> Burnett	Mentheae Cantino
<i>Lavandula angustifolia</i> Mill.	<i>Nepetoideae</i> Burnett	Ocimeae Dumorth.
<i>Solenostemon scutellarioides</i> (L.) Codd.	<i>Nepetoideae</i> Burnett	Ocimeae Dumorth.
<i>Pogostemon</i> Desf. sp	<i>Pogostemonoideae</i> Cantino	Sin tribu
<i>Scutellaria montana</i> Chapm.	<i>Scutellarioideae</i> Prantl	Sin tribu
<i>Teucrium chamaedrys</i> L.	<i>Teucroideae</i> Thome	Sin tribu
<i>Vitex agnus-castus</i> L.	<i>Viticoideae</i> Briq.	Sin tribu

Los archivos con los fragmentos amplificados y generados en HiSeq de Illumina se editaron con el programa Cutadapt (Martin, 2011) donde se removieron los adaptadores utilizados en la amplificación y los fragmentos que contienen errores de lectura. Una vez editados se ensamblaron en BWA Burrows-Wheeler Aligner (Li y Durbin 2009) por medio del algoritmo BWA MEM (Li, 2013), utilizando como genoma de referencia el de *Salvia miltiorrhiza* (Qian *et al.*, 2013). Con SAMtools (Li *et al.*, 2009) se modificó el formato de los archivos al formato genérico SAM (Sequence Alignment/Map), que es utilizado para almacenar grandes alineamientos de secuencias de nucleótidos, necesario para importarlos a Picard TOOLS v. 1.79 (<http://broadinstitute.github.io/picard/>); en el cual se detectaron los fragmentos idénticos y sitios conflictivos, es decir aquellos con inserciones, deleciones o sustituciones. Posteriormente se reevaluó el ensamble de esos sitios mediante un re-ensamble en GATK (Depristo *et al.*, 2011) y se visualizó el ensamblaje en Geneious v.8.1.8 (Kearse *et al.*, 2012) (Fig. 3).

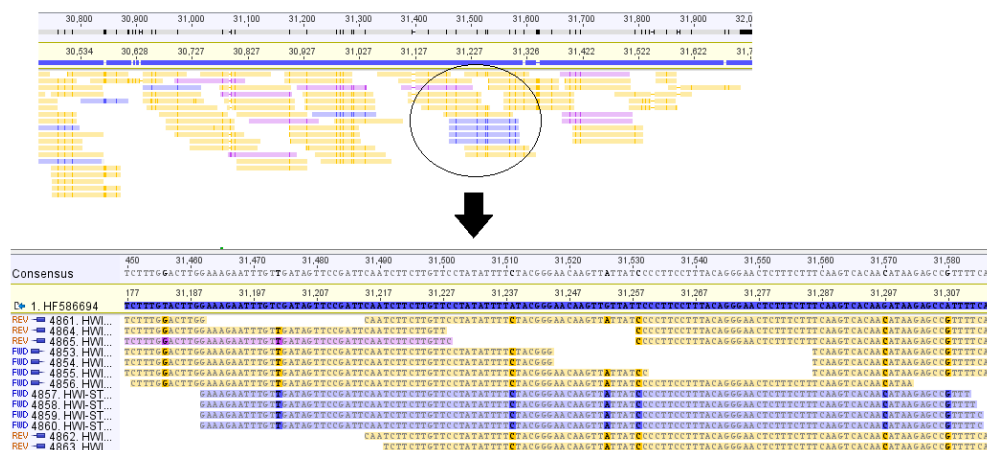


Figura 3. Ensamblaje de fragmentos amplificados, se realiza un acercamiento del nucleótido 31,450 al 31,5090.

La verificación e identificación de los genes se realizó con el programa Geneious v.8.1.8 (Kearse *et al.*, 2012); verificando visualmente el orden de los genes. El porcentaje de GC se obtuvo en Geneious v.8 (Kearse *et al.*, 2012); se realizó también el alineamiento de secuenciación múltiple con MAFFT versión 7 (Katoh y Standley, 2013). Además, se graficaron en forma lineal los genomas para observar la variación entre ellos por medio de MAUVE (Darling *et al.*, 2004) y por último se obtuvieron individualmente de forma circular con OGDRAW (Lohse *et al.*, 2007).

2.2.3 Polimorfismo

Las secuencias procesadas en Geneious v.8.1.8 (Kearse *et al.*, 2012) se analizaron en dos matrices de datos, el alineamiento completo, que contiene 19 especies (*Scorodoniae*, más especies afines y grupo externo) y el reducido al grupo interno con 14 especies (*Scorodoniae* y especies afines). Para analizar el polimorfismo por región individual, se extrajo del alineamiento completo el fragmento en cuestión, sea gen, región codificante (CDS - Coding Sequences), ARN ribosomal de transferencia o espaciador. Posteriormente, se calculó para cada región del ADN del cloroplasto el valor de diversidad nucleotídica (P_i) (Nei, 1987) con DnaSP v5.0 (Librado y Rozas, 2009). Utilizando Geneious v.8.1.8 (Kearse *et al.*, 2012) se obtuvo el polimorfismo en el porcentaje de sitios idénticos (PSI), porcentaje de sitios polimórficos (PSP) y se contabilizaron las regiones que no son polimórficas.

Los valores PSP obtenidos individualmente, se agruparon por cada una de las cuatro regiones del genoma de cloroplasto, las dos regiones invertidas repetidas (IRA e IRB), las de una copia larga (LSC- large single copy) y corta (SSC- small single copy). Con ello, se calculó la medida de tendencia central en Rstudio v0.99.892 (Rstudio team, 2015) y se graficó la media, mediana y desviación estándar con el paquete Beeswarm (Eklund, 2011). Se destacaron los genes y espaciadores con valores más altos de PSP y mayor P_i . Por último, con Phobos v. 3.3.12 se encontraron las secuencias de sitios repetitivos simples (SSRs - simple sequence repeats) para aquellas unidades con mono, di, tri, tetra, penta y hexa-nucleótidos.

2.2.4 Análisis filogenéticos

Con las secuencias editadas se realizaron 4 matrices de datos para el muestreo completo (19 spp.): 1) genes, 2) espaciadores, 3) las regiones seleccionadas con más alto PSP y Pi y 4) el genoma de cloroplasto completo. Para estas cuatro matrices de datos se llevó a cabo el análisis de máxima parsimonia en PAUP* versión 4.b10 (Swofford, 2002) mediante PC con parsimonia de Fitch (Fitch, 1971), con búsqueda simple (MP), generando un árbol de consenso estricto, para determinar la confiabilidad de los clados, se realizaron 100,000 réplicas bootstrap (Efron, 1979). Además, para las mismas cuatro matrices de datos, se generó un análisis bayesiano (Huelsenbeck *et al.*, 2001) con el programa Mr. Bayes v. 3.1.2 (Ronquist y Huelsenbeck, 2003) en PC, por medio de la cadena Markov Monte Carlo, con 1,000,000 de generaciones (Larget y Simon, 1999). Para el cuarto análisis se incrementó el número de generaciones a 50,000,000 en el servidor CIPRES (CyberInfrastructure for Phylogenetic RESearch) Science gateway v 3.3 (Miller *et al.*, 2010).

Para la matriz de datos de los genomas completos, se realizaron dos análisis filogenéticos adicionales en CIPRES; análisis de máxima verosimilitud (Guindon y Gascuel, 2003) con 1,000 réplicas en RAxML-HPC v.8 (Stamatakis, 2014) manteniendo los parámetros pre establecidos. Por último, en PAUP* (Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and other methods) v. 4.0. B5." (Swofford, 2002) mediante PC se hizo el análisis de máxima verosimilitud, con análisis Bootstrap de 500 réplicas, seleccionando previamente el modelo evolutivo en Modeltest 3.7 (Posada, 1998).

Con la intención de revisar si el grupo externo utilizado en los análisis, filogenéticamente distante, pudiera generar atracción de ramas entre las especies; se realizó una quinta matriz de datos, incluyendo los genomas completos para el grupo interno (14 spp.). Utilizando a *S. lasiantha* como primera terminal; se realizaron dos análisis en PC, un análisis de máxima parsimonia con PAUP* versión 4.b10 (Swofford, 2002) y un análisis bayesiano con el programa Mr. Bayes v. 3.1.2 (Ronquist y Huelsenbeck, 2003), con los mismos parámetros previamente expuestos.

Adicionalmente, se realizaron otros 16 análisis para el grupo interno (14 spp.), en los genes y espaciadores con mayor valor PSP y Pi, mediante inferencia Bayesiana en Pc con el programa Mr. Bayes v. 3.1.2 (Ronquist y Huelsenbeck, 2003).

2.3 Resultados

2.3.1 Genoma de cloroplasto reconstruido

El ensamble de los 14 genomas se llevó a cabo con base en un promedio de 33,549 lecturas o fragmentos amplificados por el secuenciador. El mínimo de lecturas se obtuvo en *S. breviflora* (9,055 fragmentos amplificados) y el máximo en *S. aequidistans* (118, 477). La longitud promedio de los 14 genomas reconstruidos fue de 147,906 pb, el genoma más corto se observa en *S. breviflora* de 141,460 y el más largo de 150,352 pb en *S. semiatrata* (Cuadro 4).

El contenido y organización de los 14 genomas reconstruidos consta de 114 genes con ocho genes replicados, 80 CDS (secuencia codificante) de esos 8 CDS se encuentran replicados, 30 ARNt (ácido ribonucleico de transferencia) con siete ARNt replicados y 4 ARNr (ácido ribonucleico ribosómico) los cuatro replicados. Las réplicas se ubican en las regiones invertidas repetidas (IR - inverted repeated). Para todas las especies se obtuvieron los mismos genes excepto en *S. nepetoides* donde no se obtuvo el gen *psbI* (Fig. 4).

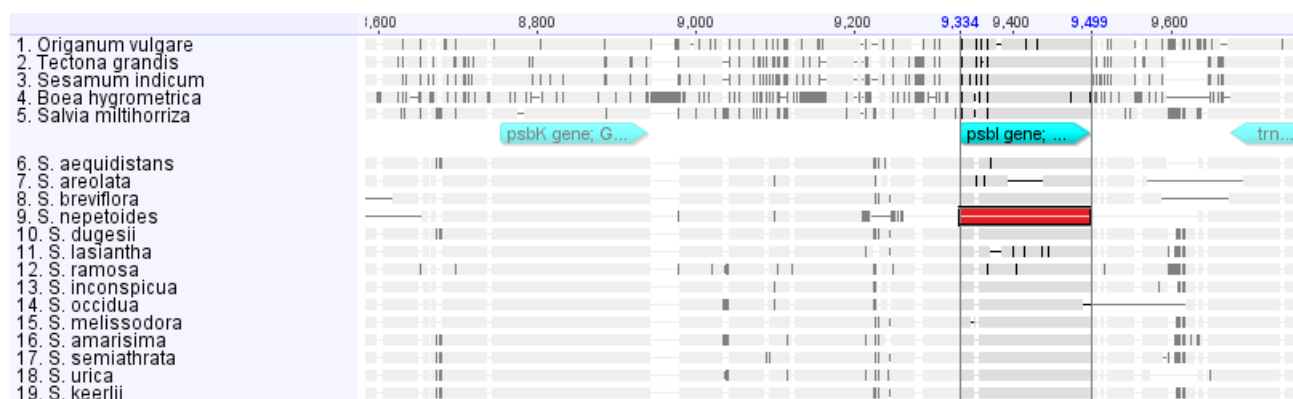


Figura 4: Alineamiento del genoma de cloroplasto, del nucleótido 8,600 al 9,700, para 19 especies (grupo externo de la línea 1 a 5, y secc. *Scorodoniae* más especies afines de la línea 6 a 19). Se resalta con una barra roja la ausencia de *psbI* en *S. nepetoides* (9,334 al 9,499).

La arquitectura de los 14 genomas reconstruidos es la típica de angiospermas; una copia única corta (SSC -small single copy) de 18,712 pb en promedio (12,291 pb en *S. areolata* a 20,253 pb en *S. semiatrata*); dos regiones invertidas repetidas (IR - inverted repeated) de 48,189 pb en promedio (48,155 pb en *S. inconspicua* a 48,199 pb en *S. urica*); y una copia única larga (LSC - large single copy) de 147,906 pb en promedio, (141,460 pb en *S. breviflora* a 150,352 pb en *S. semiatrata*) (Cuadro 4). La proporción de GC en promedio es de 38.3%. El porcentaje de nucleótidos individuales promedio es A = 30.5, T = 31.2, G = 18.8 y C = 19.4 (Cuadro 5).

Cuadro 4. Longitud de los 14 genomas reconstruidos - secc. *Scorodoniae* y especies afines.

	Numero de lecturas ensambladas	Longitud total pb	LSC	SSC	IR	IRA	IRB
<i>S. aequidistans</i>	118,477	147,725	80,793	18,750	48,182	24,076	24,106
<i>S. amarissima</i>	35,525	150,091	81,769	20,131	48,191	24,081	24,110
<i>S. areolata</i>	18,241	147,986	80,502	12,291	48,193	24,082	24,111
<i>S. breviflora</i>	9,055	141,460	75,863	17,406	48,191	24,081	24,110
<i>S. dugesii</i>	19,154	150,345	81,940	20,212	48,193	24,082	24,111
<i>S. inconspicua</i>	35,047	149,942	81,804	19,983	48,155	24,063	24,092
<i>S. keerlii</i>	44,772	149,993	81,965	19,834	48,193	24,082	24,111
<i>S. lasiantha</i>	29,281	146,433	79,428	18,818	48,187	24,082	24,105
<i>S. melissodora</i>	35,047	149,894	81,640	20,061	48,193	24,082	24,111
<i>S. nepetoides</i>	16,243	144,733	79,026	17,527	48,180	24,075	24,105
<i>S. occidua</i>	14,803	143,020	77,246	17,581	48,193	24,082	24,111
<i>S. ramosa</i>	30,157	149,906	81,823	19,887	48,196	24,095	24,101
<i>S. semiatrata</i>	37,809	150,352	81,906	20,253	48,193	24,082	24,111
<i>S. urica</i>	26,071	148,808	80,971	19,238	48,199	24,085	24,114
Promedio	33,549	147,906	80,477	18,712	48,189	24,081	24,108

LSC (copia única larga), SSC (copia única corta) e IR (invertida repetida).

La visualización de los 14 genomas reconstruidos en MAUVE evidencia la diferencia entre el tamaño de los genomas reconstruidos con respecto a *S. miltiorrhiza*. En la figura 5, entre los nucleótidos 70,000 al 80,000 pb que corresponden a la región LSC, se observa una línea que une a los genomas reconstruidos, el desplazamiento de esta línea generalmente va hacia la izquierda, mostrando la reducción del tamaño de algunos de éstos con respecto a *S. miltiorrhiza*. En la Figura 6 se presenta un esquema circular de uno de los genomas reconstruidos por medio de OGDRAW. El resto de los genomas se pueden observar en apéndice I.

Cuadro5. Porcentaje de nucleótidos para los 14 genomas reconstruidos. Contenido de GC en todo el genoma y en las regiones de una copia única larga (LSC), copia única corta (SSC) y regiones invertidas repetidas (IRC).

	GC% Genoma	GC% LSC	GC% SSC	GC% IRC	A%	T%	G%	C%
<i>S. aequidistans</i>	38.3	36.3	32.9	43.6	30.5	31.2	18.8	19.4
<i>S. amarissima</i>	38.1	36.2	32.5	43.6	30.5	31.3	18.7	19.3
<i>S. areolata</i>	38.3	36.4	32.8	43.6	30.5	31.2	18.8	19.4
<i>S. breviflora</i>	38.8	36.9	33.5	43.5	30.2	30.9	19	19.7
<i>S. dugesii</i>	38.1	36.2	32.5	43.6	30.6	31.3	18.7	19.3
<i>S. inconspicua</i>	38.1	36.2	32.5	43.5	30.6	31.3	18.7	19.3
<i>S. lasiantha</i>	38.4	36.5	32.8	43.6	30.4	31.3	18.8	19.5
<i>S. keerlii</i>	38.1	36.2	32.7	43.6	30.6	31.3	18.7	19.4
<i>S. melissodora</i>	38.1	36.3	32.5	43.6	30.6	31.3	18.7	19.4
<i>S. nepetoides</i>	38.5	36.5	33.4	43.5	30.4	31	18.9	19.5
<i>S. occidua</i>	38.7	36.8	33.4	43.5	30.3	31	18.9	19.7
<i>S. ramosa</i>	38.1	36.3	32.7	43.5	30.5	31.2	18.7	19.4
<i>S. semiatrata</i>	38.1	36.2	32.4	43.6	30.6	31.3	18.7	19.3
<i>S. urica</i>	38.3	36.4	33	43.5	30.5	31.2	18.8	19.4
Promedio	38.3	36.4	32.8	43.6	30.5	31.2	18.8	19.4
<i>S. miltiorrhiza</i>	38	36.2	32	43.1	30.6	31.3	18.7	19.3

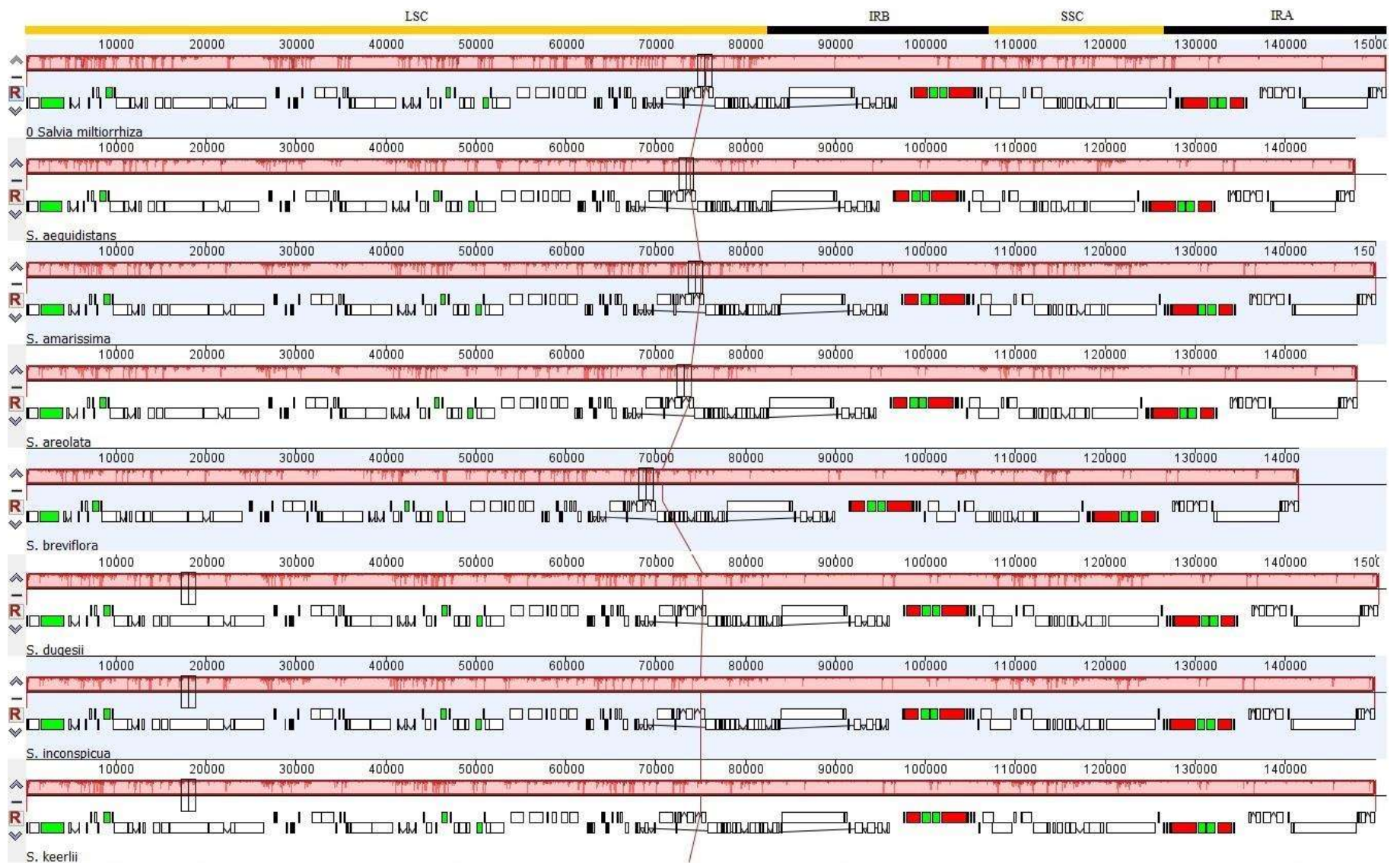
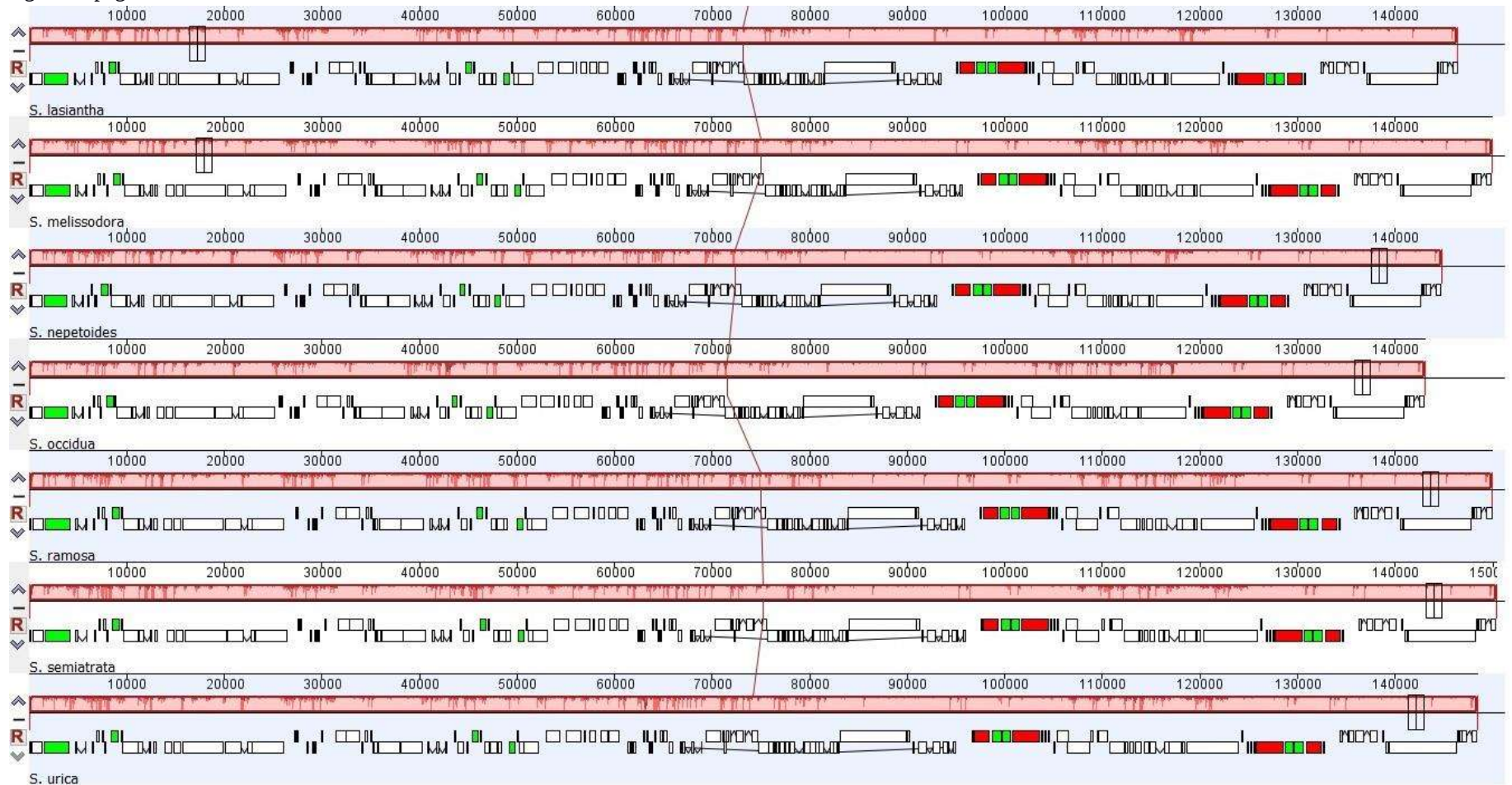


Figura 5: Mapa de los genomas alineados. En la parte superior del primer genoma se encuentra una barra dividiendo las cuatro regiones (LSC, IRA y SSC). Cada uno de los 15 genomas (se incluye *S. miltiorrhiza*) está representado por una barra roja y otra línea vertical que conecta al siguiente genoma. Continúa en la

siguiente página.



Continuación de figura 5: Mapa de los genomas alineados. En la parte superior se encuentra una barra dividiendo las cuatro regiones (LSC, IRA y SSC). Cada uno de los 15 genomas (se incluye *S. miltiorhiza*) está representado por la barra en rojo y conecta al siguiente genoma con una línea.

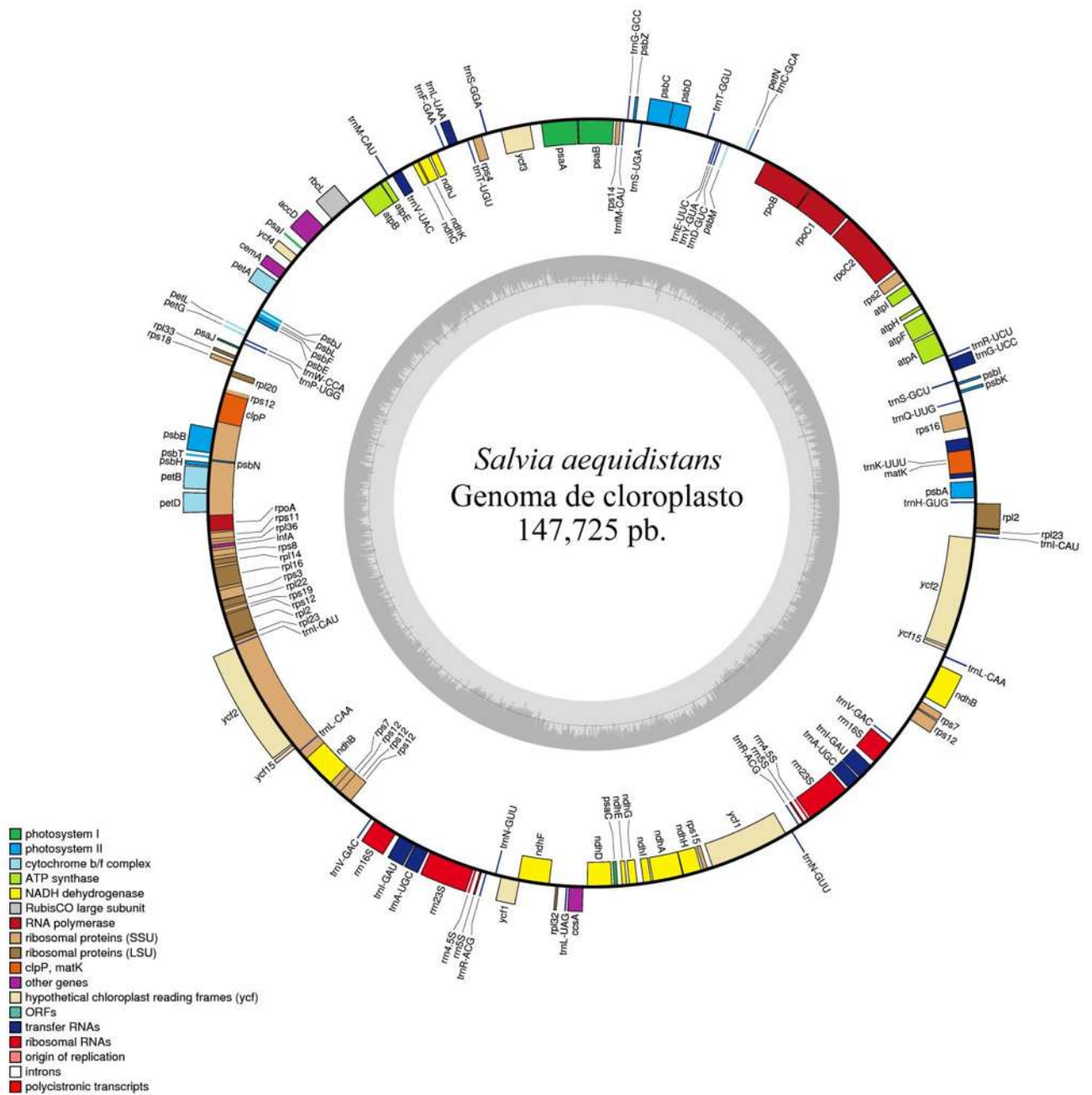


Figura 6. Genoma de cloroplasto de *Salvia aequidistans* secc. *Scorodoniae*.

2.3.2 Polimorfismo

2.3.2.1 Valores de diversidad nucleotídica en genes y espaciadores

Con respecto a los valores de diversidad nucleotídica (P_i) para el muestreo completo (19 spp - secc. *Scorodoniae* más especies afines y grupo externo) se encontró que en los genes el valor mínimo fue para *rrn16S* (0.00052), el máximo en *rpL22* (0.04445), seguidos por *ycf1* (0.04047), *rps19* (0.0383), *rps16* (0.0368) y *matK* (0.03533) (Cuadro 6, Fig. 7). En los genes que no existió diversidad nucleotídica fueron: *rrn4.5S*, *trnfM*, *trnL*, *trnN*, *trnR*, *trnT* y *trnV*. En cuanto al grupo interno (14 spp. - *Scorodoniae* y especies afines) los valores P_i fueron en *rrn23S* de 0.00005 al máximo en *petL* de 0.02773, seguido por *rps19* (0.01517), *rpl20* (0.00757), *trnM* (0.00726) y *rps3* (0.00648) (Cuadro 6, Fig. 8) y los que no mostraron diversidad nucleotídica fueron: *atpH*, *ndhB*, *psaI*, *psbJ*, *psbK*, *psbL*, *psbN*, *psbZ*, *rpl36*, *rps7*, *rrn16S*, *rrn4.5S*, *rrn5S*, *trnR*, *trnC*, *trnF*, *trnfM*, *trnG*, *trnH*, *trnI*, *trnL*, *trnN*, *trnP*, *trnQ*, *trnR*, *trnS*, *trnT*, *trnV*, *trnW* y *trnY*.

Por otro lado, en los espaciadores los valores de diversidad nucleotídica para el muestreo completo el valor mínimo de 0.00199 se obtuvo en *rps12-rps7* y el máximo de 0.08434 en *ccsA-ndhD*, seguidos por *trnD-trnY* (0.06439), *trnK-rps16* (0.06287), *rps8-rpl14* (0.06196) y *psbZ-trnG* (0.06178) y en los que no existió diversidad nucleotídica fueron: *atpE-atpB*, *ndhA-ndhH*, *ndhG-ndhI*, *petL-petG*, *psbF-psbE* y *psbI-trnS* (Cuadro 6, Fig. 8). Mientras que para el grupo interno los valores P_i fueron de 0.00027 (*rps12-trnV*) a 0.04066 (*psbT-psbN*), seguidos por *infA-rps8* (0.01426) *rps4-trnT* (0.01288), *rps16-trnQ* (0.01163) y *ndhF-rpl32* (0.01128) y los que no mostraron diversidad nucleotídica fueron: *atpA-atpF*, *atpE-atpB*, *atpI-rps2*, *ndhA-ndhH*, *ndhB-rps7*, *ndhD-psaC*, *ndhG-ndhI*, *ndhK-ndhC*, *petL-petG*, *psaB-psbA*, *psbB-psbT*, *psbD-psbC*, *psbF-psbE*, *psbH-petB*, *psbL-trnS*, *psbL-psbF*, *psbN-psbH*, *rpl2-rpl23*, *rpl23-rpl2*, *rpl23-trnI*, *rpoC1-rpoB*, *rps12-rps7*, *rps2-rpoC2*, *rps7-ndhB*, *rps7-rps12*, *rrn16S-trnV*, *rrn23S-rrn4.5S*, *rrn4.5S-rrn23S*, *trnL-rpl23*, *trnL-ycf15* y *trnN-ycf1*, *trnV-rrn16S*, *ycf1-trnN*, *ycf15-trnL*, *ycf15-ycf2*, *ycf2-ycf15*. (Cuadro 6, Fig. 9).

Cuadro 6. Diversidad nucleotídica (Pi) en cada una de las regiones, para el muestreo completo (19 spp - secc. *Scorodoniae* más especies afines y grupo externo) y el grupo interno (14 spp. - *Scorodoniae* y especies afines).

Región		Pi (Completo)	Pi (Interno)
<i>trnH</i> -GUG	LSC	0.0039	0
<i>trnH</i> -GUG- <i>psbA</i>	LSC	0.03392	0.00149
<i>psbA</i>	LSC	0.01079	0.0012
<i>psbA</i> - <i>trnK</i> -UUU	LSC	0.02856	0.00465
<i>matK</i> GENE	LSC	0.03533	0.00491
<i>trnK</i> -UUU	LSC	0.03212	0.00407
<i>trnk</i> -UUU- <i>rps16</i>	LSC	0.06287	0.0085
<i>rps16</i>	LSC	0.0368	0.00526
<i>rps16</i> - <i>trnQ</i> -UUG	LSC	0.06108	0.01163
<i>TrnQ</i> -UUG	LSC	0.01064	0
<i>trnQ</i> -UUG- <i>psbK</i>	LSC	0.03494	0.00329
<i>psbK</i>	LSC	0.01583	0
<i>psbK</i> - <i>psbI</i>	LSC	0.05646	0.01116
<i>psbI</i>	LSC	0.02394	0.00634
<i>psbI</i> - <i>trnS</i> -GCU	LSC	0	0
<i>trnS</i> -GCU	LSC	0.00143	0
<i>trnS</i> -GCU- <i>trnG</i> -UCC	LSC	0.05175	0.00556
<i>trnG</i> -UCC	LSC	0.03054	0.00363
<i>trnG</i> -UCC- <i>trnR</i> -UCU	LSC	0.04209	0.00107
<i>trnR</i> -UCU	LSC	0.00173	0
<i>trnR</i> -UCU- <i>atpA</i>	LSC	0.06136	0.0085
<i>atpA</i>	LSC	0.01654	0.00126
<i>atpA</i> - <i>atpF</i>	LSC	0.01216	0
<i>atpF</i>	LSC	0.0224	0.00198
<i>atpF</i> - <i>atpH</i>	LSC	0.04513	0.00481
<i>atpH</i>	LSC	0.00989	0
<i>atpH</i> - <i>atpI</i>	LSC	0.03898	0.00522
<i>atpI</i>	LSC	0.01591	0.00154
<i>atpI</i> - <i>rps2</i>	LSC	0.0168	0
<i>rps2</i>	LSC	0.01665	0.0026
<i>rps2</i> - <i>rpoC2</i>	LSC	0.05148	0
<i>rpoC2</i>	LSC	0.02335	0.00243
<i>rpoC2</i> - <i>rpoC1</i>	LSC	0.03532	0.00436
<i>rpoC1</i>	LSC	0.01772	0.00217

Región		Pi (Completo)	Pi (Interno)
<i>rpoC1</i> - <i>rpoB</i>	LSC	0.03689	0
<i>rpoB</i>	LSC	0.01447	0.00116
<i>rpoB</i> - <i>trnC</i> -GCA	LSC	0.0475	0.00491
<i>trnC</i> -GCA	LSC	0.00516	0
<i>trnC</i> -GCA- <i>petN</i>	LSC	0.04946	0.00473
<i>petN</i>	LSC	0.01681	0.00149
<i>petN</i> - <i>psbM</i>	LSC	0.04366	0.00554
<i>psbM</i>	LSC	0.01181	0.0042
<i>psbM</i> - <i>trnD</i> -GUC	LSC	0.03185	0.0047
<i>trnD</i> -GUC	LSC	0.00763	0.00611
<i>trnD</i> -GUC- <i>trnY</i> -GUA	LSC	0.06439	0.00693
<i>trnY</i> -GUA	LSC	0.00251	0
<i>trnY</i> -GUA- <i>trnE</i> -UUC	LSC	0.02994	0.00911
<i>trnE</i> -UUC	LSC		0
<i>trnE</i> -UUC- <i>trnT</i> -GGU	LSC	0.04313	0.00359
<i>trnT</i> -GGU	LSC	0.00401	0
<i>trnT</i> -GGU- <i>psbD</i>	LSC	0.04595	0.00705
<i>psbD</i>	LSC	0.00809	0.00108
<i>psbD</i> - <i>psbC</i>	LSC	0.0053	0
<i>psbC</i>	LSC	0.01246	0.00109
<i>psbC</i> - <i>trnS</i> -UGA	LSC	0.036	0.00447
<i>trnS</i> -UGA	LSC	0.00943	0
<i>trnS</i> -UGA- <i>psbZ</i>	LSC	0.03013	0.00378
<i>psbZ</i>	LSC	0.0015	0
<i>psbZ</i> - <i>trnG</i> -GCC	LSC	0.06178	0.00425
<i>trnG</i> -GCC	LSC	0.0015	0
<i>trnG</i> -GCC- <i>trnfM</i> -CAU	LSC	0.06146	0.00076
<i>trnfM</i> -CAU	LSC	0	0
<i>trnfM</i> -CAU- <i>rps14</i>	LSC	0.02208	0.00343
<i>rps14</i>	LSC	0.01529	0.00453
<i>rps14</i> - <i>psaB</i>	LSC	0.02822	0.00117
<i>psaB</i>	LSC	0.01429	0.00155
<i>psaB</i> - <i>psbA</i>	LSC	0.00421	0

Región		Pi (Completo)	Pi (Interno)	Región		Pi (Completo)	Pi (Interno)
<i>psbA</i>	LSC	0.01062	0.00213	<i>psbJ-psbL</i>	LSC	0.03052	0.00451
<i>psbA-ycf3</i>	LSC	0.02828	0.0056	<i>psbL</i>	LSC	0.0089	0
<i>ycf3</i>	LSC	0.01782	0.00286	<i>psbL-psbF</i>	LSC	0.01322	0
<i>ycf3-trnS-GGA</i>	LSC	0.04898	0.00421	<i>psbF</i>	LSC	0.0153	0.00119
<i>trnS-GGA</i>	LSC	0.00843	0.00332	<i>psbF-psbE</i>	LSC	0	0
<i>trnS-GGA-rps4</i>	LSC	0.0491	0.00746	<i>psbE</i>	LSC	0.00951	0.00105
<i>rps4</i>	LSC	0.01644	0.0019	<i>psbE-petL</i>	LSC	0.03435	0.00532
<i>rps4-trnT-UGU</i>	LSC	0.05315	0.01288	<i>petL</i>	LSC	0.03342	0.02773
<i>trnT-UGU</i>	LSC	0	0	<i>petL-petG</i>	LSC	0	0
<i>trnT-UGU-trnL-UAA</i>	LSC	0.06037	0.00509	<i>petG</i>	LSC	0.01683	0.00463
<i>trnL-UAA</i>	LSC	0.02495	0.00219	<i>petG-trnW-CCA</i>	LSC	0.06032	0.00501
<i>trnL-UAA-trnF-GAA</i>	LSC	0.05426	0.00643	<i>trnW-CCA</i>	LSC	0.00292	0
<i>trnF-GAA</i>	LSC	0.00272	0	<i>trnW-CCA-trnP-UGG</i>	LSC	0.05489	0.00482
<i>trnF-GAA-ndhJ</i>	LSC	0.04756	0.00256	<i>trnP-UGG</i>	LSC	0.00379	0
<i>ndhJ</i>	LSC	0.01407	0.00122	<i>trnP-UGG-psaI</i>	LSC	0.03551	0.00435
<i>ndhJ-ndhK</i>	LSC	0.03326	0.00519	<i>psaI</i>	LSC	0.00858	0.00106
<i>ndhK</i>	LSC	0.0171	0.00094	<i>psaI-rpl33</i>	LSC	0.03951	0.00365
<i>ndhK-ndhC</i>	LSC	0.0117	0	<i>rpl33</i>	LSC	0.02614	0.00286
<i>ndhC</i>	LSC	0.01253	0.00151	<i>rpl33-rps18</i>	LSC	0.03098	0.00207
<i>ndhC-trnV-UAC</i>	LSC	0.04344	0.00851	<i>rps18</i>	LSC	0.01473	0.00047
<i>trnV-UAC</i>	LSC	0.02594	0.00261	<i>rps18-rpl20</i>	LSC	0.01473	0.0042
<i>trnV-UAC-trnM-CAU</i>	LSC	0.03026	0.00317	<i>rpl20</i>	LSC	0.02593	0.00757
<i>trnM-CAU</i>	LSC	0.00535	0.00726	<i>rpl20-rps12</i>	LSC	0.02974	0.00324
<i>trnM-CAU-atpE</i>	LSC	0.04268	0.00502	<i>rps12</i>	LSC	0.00852	0.00125
<i>atpE</i>	LSC	0.01747	0.00142	<i>rps12-clpP</i>	LSC	0.04804	0.00465
<i>atpE-atpB</i>	LSC	0	0	<i>clpP</i>	LSC	0.02763	0.00264
<i>atpB</i>	LSC	0.01278	0.00075	<i>clpP-psbB</i>	LSC	0.03006	0.00277
<i>atpB-rbcL</i>	LSC	0.02164	0.0032	<i>psbB</i>	LSC	0.01332	0.00083
<i>rbcL</i>	LSC	0.01363	0.00319	<i>psbB-psbT</i>	LSC	0.04627	0
<i>rbcL-accD</i>	LSC	0.02416	0.00308	<i>psbT</i>	LSC	0.01054	0.00141
<i>accD</i>	LSC	0.03013	0.0035	<i>psbT-psbN</i>	LSC	0.0538	0.04066
<i>accD-psaI</i>	LSC	0.03952	0.00621	<i>psbN</i>	LSC	0.00691	0
<i>psaI</i>	LSC	0.00992	0	<i>psbN-psbH</i>	LSC	0.02168	0
<i>psaI-ycf4</i>	LSC	0.03187	0.00279	<i>psbH</i>	LSC	0.01304	0.00481
<i>ycf4</i>	LSC	0.01745	0.00311	<i>psbH-petB</i>	LSC	0.0093	0
<i>ycf4-cemA</i>	LSC	0.05024	0.006	<i>petB</i>	LSC	0.02192	0.00301
<i>cemA</i>	LSC	0.02162	0.00233	<i>petB-petD</i>	LSC	0.02104	0.00313
<i>cemA-petA</i>	LSC	0.0308	0.00134	<i>petD</i>	LSC	0.02444	0.00261
<i>petA</i>	LSC	0.01849	0.00225	<i>petD-rpoA</i>	LSC	0.03212	0.00361
<i>petA-psbJ</i>	LSC	0.04298	0.00486	<i>rpoA</i>	LSC	0.02463	0.00213
			0	<i>rpoA-rps11</i>	LSC	0.0389	0.00207
<i>psbJ</i>	LSC	0.00628		<i>rps11</i>	LSC	0.01787	0.00121

Región		Pi (Completo)	Pi (Interno)	Región		Pi (Completo)	Pi (Interno)
<i>rps11-rpl36</i>	LSC	0.03538	0.00769	<i>rrn23S</i>	IRB	0.00252	0.00005
<i>rpl36</i>	LSC	0.01457	0	<i>rrn23S-rrn4.5S</i>	IRB	0.00496	0
<i>rpl36-infA</i>	LSC	0.02553	0.00193	<i>rrn4.5S</i>	IRB	0	0
<i>infA</i>	LSC	0.01809	0.00178	<i>rrn4.5S-rrn5S</i>	IRB	0.003	0.00198
<i>infA-rps8</i>	LSC	0.05294	0.01426	<i>rrn5S</i>	IRB	0.00321	0
<i>rps8</i>	LSC	0.02626	0.00219	<i>rrn5S-trnR-ACG</i>	IRB	0.01107	0.00175
<i>rps8-rpl14</i>	LSC	0.06196	0.00386	<i>trnR-ACG</i>	IRB	0	0
<i>rpl14</i>	LSC	0.01864	0.00493	<i>trnR-ACG-trnN-GUU</i>	IRB	0.01378	0.00057
<i>rpl14-rpl16</i>	LSC	0.05273	0.00767	<i>trnN-GUU</i>	IRB	0	0
<i>rpl16</i>	LSC	0.03049	0.00341	<i>trnN-GUU-ycf1</i>	IRB	0.00714	0
<i>rpl16-rps3</i>	LSC	0.05373	0.00229	<i>ycf1</i>	SSC	0.01159	0.00074
<i>rps3</i>	LSC	0.02818	0.00648	<i>ycf1-ndhF</i>	SSC	0.03871	0.0041
<i>rpl22</i>	LSC	0.04445	0.00413	<i>ndhF</i>	SSC	0.03267	0.0041
<i>rpl22-rps19</i>	LSC	0.01799	0.00468	<i>ndhF-rpl32</i>	SSC	0.04231	0.01128
<i>rps19</i>	LSC	0.0383	0.01517	<i>rpl32</i>	SSC	0.02855	0.00366
<i>rps19-rpl2</i>	LSC	0.03165	0.00779	<i>rpl32-trnL-UAG</i>	SSC	0.0617	0.01074
<i>rpl2</i>	LSC	0.00271	0.00062	<i>trnL-UAG</i>	SSC	0.00855	0.00179
<i>rpl2-rpl23</i>	LSC	0.00585	0	<i>trnL-UAG-ccsA</i>	SSC	0.0588	0.00344
<i>rpl23</i>	LSC	0.00319	0.00144	<i>ccsA</i>	SSC	0.03191	0.00255
<i>rpl23-trnL-CAU</i>	LSC	0.01077	0	<i>ccsA-ndhD</i>	SSC	0.08434	0.00887
<i>trnL-CAU</i>	LSC	0.00379	0	<i>ndhD</i>	SSC	0.02846	0.00327
<i>trnL-CAU-ycf2</i>	LSC	0.00711	0.00162	<i>ndhD-psaC</i>	SSC	0.0284	0
<i>ycf2</i>	IRB	0.00743	0.00098	<i>psaC</i>	SSC	0.02342	0.00116
<i>ycf2-ycf15</i>	IRB	0.00434	0	<i>psaC-ndhE</i>	SSC	0.04738	0.0065
<i>ycf15</i>	IRB	0.00503	0.00106	<i>ndhE</i>	SSC	0.01817	0.00405
<i>ycf15-trnL-CAA</i>	IRB	0.008	0	<i>ndhE-ndhG</i>	SSC	0.05921	0.00446
<i>trnL-CAA</i>	IRB	0	0	<i>ndhG</i>	SSC	0.0202	0.0019
<i>trnL-CAA-ndhB</i>	IRB	0.00801	0.00073	<i>ndhG-ndhI</i>	SSC	0	0
<i>ndhB</i>	IRB	0.00323	0.00013	<i>ndhI</i>	SSC	0.01986	0.0011
<i>ndhB-rps7</i>	IRB	0.00545	0	<i>ndhI-ndhA</i>	SSC	0.03594	0.0104
<i>rps7</i>	IRB	0.00165	0	<i>ndhA</i>	SSC	0.02902	0.00258
<i>rps7-rps12</i>	IRB	0.00199	0	<i>ndhA-ndhH</i>	SSC	0	0
<i>rps12</i>	IRB	0.00175	0.00018	<i>ndhH</i>	SSC	0.02023	0.00245
<i>rps12-trnV-GAC</i>	IRB	0.00869	0.00027	<i>ndhH-rps15</i>	SSC	0.05134	0.00855
<i>trnV-GAC</i>	IRB	0	0	<i>rps15</i>	SSC	0.02913	0.0037
<i>trnV-GAC-rrn16S</i>	IRB	0.00843	0	<i>rps15-ycf1</i>	SSC	0.05038	0.01099
<i>rrn16S</i>	IRB	0.00052	0	<i>ycf1</i>	SSC	0.04047	0.0052
<i>rrn16S-trnL-GAU</i>	IRB	0.0108	0.00096	<i>ycf1-trnN-GUU</i>	IRA	0.00711	0
<i>trnL-GAU</i>	IRB	0.00413	0.00026	<i>trnN-GUU</i>	IRA	0	0
<i>trnL-GAU-trnA-UGC</i>	IRB	0.01316	0.00223	<i>trnN-GUU-trnR-ACG</i>	IRA	0.01375	0.00057
<i>trnA-UG</i>	IRB	0.00388	0.00067	<i>trnR-ACG</i>	IRA	0	0
<i>trnA-UGC-rrn23S</i>	IRB	0.00307	0.00181				

Región		Pi (Completo)	Pi (Interno)
<i>trnR</i> -ACG- <i>rrn5S</i>	IRA	0.01107	0.00175
<i>rrn5S</i>	IRA	0.00321	0
<i>rrn5S</i> - <i>rrn4.5S</i>	IRA	0.00544	0.00189
<i>rrn4.5S</i>	IRA	0	0
<i>rrn4.5S</i> - <i>rrn23S</i>	IRA	0.00496	0
<i>rrn23S</i>	IRA	0.00252	0.00005
<i>rrn23S</i> - <i>trnA</i> -UGC	IRA	0.00299	0.00181
<i>trnA</i> -UGC	IRA	0.00388	0.00067
<i>trnA</i> -UGC- <i>trnI</i> -GAU	IRA	0.01316	0.00223
<i>trnI</i> -GAU	IRA	0.00434	0.00026
<i>trnI</i> -GAU- <i>rrn16S</i>	IRA	0.01101	0.00096
<i>rrn16S</i>	IRA	0.00052	0
<i>rrn16S</i> - <i>trnV</i> -GAC	IRA	0.01289	0
<i>trnV</i> -GAC	IRA	0	0
<i>trnV</i> -GAC- <i>rps12</i>	IRA	0.00813	0.00036
<i>rps12</i>	IRA	0.00211	0.00018
<i>rps12</i> - <i>rps7</i>	IRA	0.00199	0
<i>rps7</i>	IRA	0.00165	0
<i>rps7</i> - <i>ndhB</i>	IRA	0.00478	0
<i>ndhB</i>	IRA	0.00324	0
<i>ndhB</i> - <i>trnL</i> -CAA	IRA	0.00802	0.00073
<i>trnL</i> -CAA	IRA	0	0
<i>trnL</i> -CAA- <i>ycf15</i>	IRA	0.00981	0
<i>ycf15</i>	IRA	0.00489	0.00106
<i>ycf15</i> - <i>ycf2</i>	IRA	0.00429	0
<i>ycf2</i>	IRA	0.00744	0.00098
<i>ycf2</i> - <i>trnI</i> CAU	IRA	0.00711	0.00162
<i>trnI</i> CAU	IRA	0.00379	0
<i>trnI</i> CAU- <i>rpl23</i>	IRA	0.01077	0
<i>rpl23</i>	IRA	0.00319	0.00319
<i>rpl23</i> - <i>rpl2</i>	IRA	0.00585	0
<i>rpl2</i>	IRA	0.00286	0.00053
<i>rpl2</i> - <i>trnH</i> -GUG	IRA	0.0363	0.00493

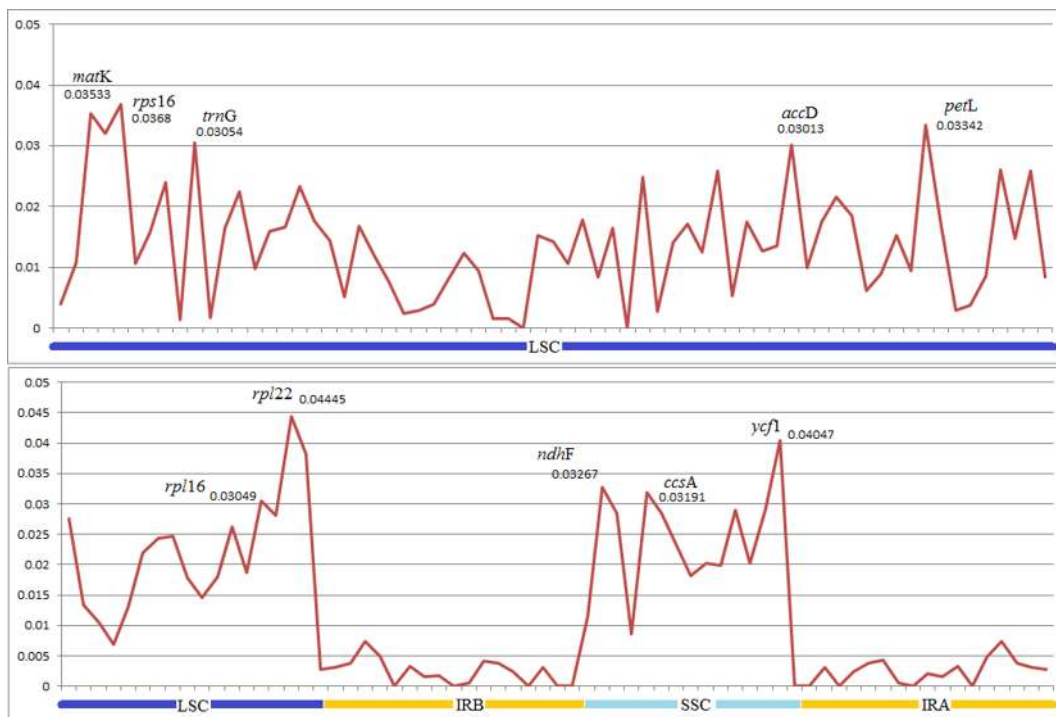


Figura 7. Diversidad nucleotídica (Pi) encontrada para los genes en el muestreo completo, destacándose los mayores a 0.030.

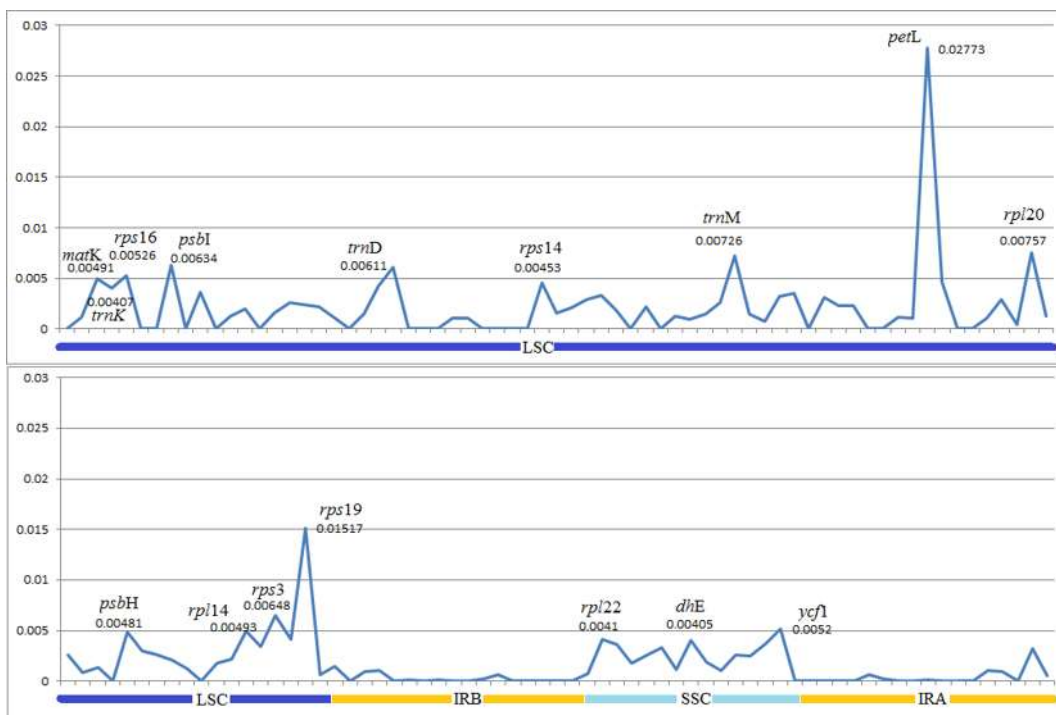


Figura 8. Diversidad nucleotídica (Pi) encontrada para los genes en el muestreo del grupo interno, destacándose los mayores a 0.0040.

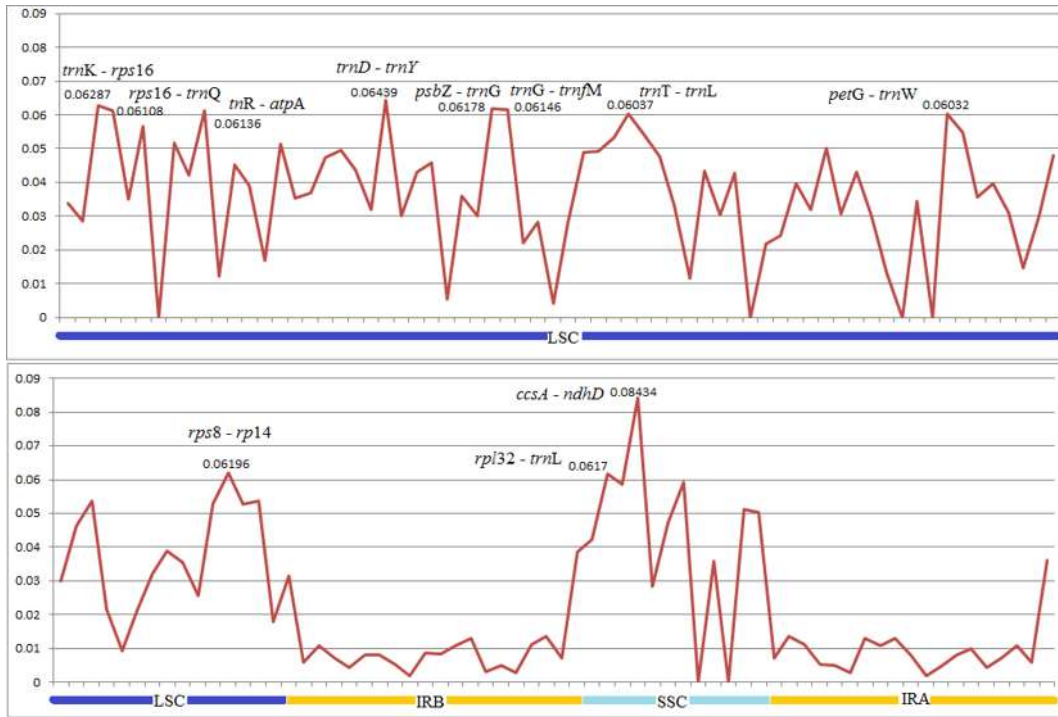


Figura 9. Diversidad nucleotídica (Pi) encontrada para los espaciadores en el muestreo completo, destacándose los mayores a 0.060.

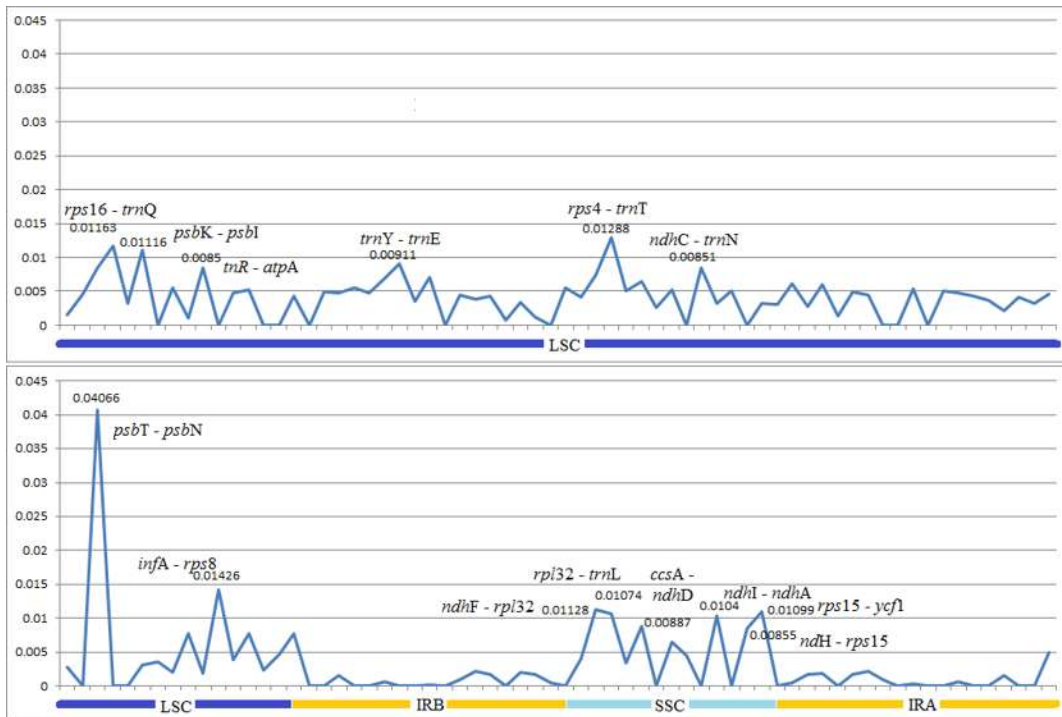


Figura 10. Diversidad nucleotídica (Pi) encontrada para los espaciadores en el muestreo del grupo interno, destacándose los mayores a 0.0080.

2.3.2.2 Polimorfismo entre genes y espaciadores

En el polimorfismo para el muestreo completo en los genes, se obtuvo un promedio de 12.59% sitios polimórficos (PSP), siendo *ndhA* el más polimórfico (56.40%). Mientras que analizando únicamente el grupo interno el polimorfismo promedio bajó a 5.83%, y el valor más alto fue de 46.6% en el mismo gen *ndhA* (Cuadro 7, Fig. 11). En los espaciadores, en el muestreo completo, el promedio PSP fue de 41.60, el espaciador *ndhF-rpl32* fue el más polimórfico (96.80%); mientras que analizando únicamente el grupo interno el polimorfismo promedio de 20.19%, con el máximo polimorfismo también en *ndhF-rpl32* (92.40%) (Cuadro 7, Fig. 11).

Cuadro7. Comparación de los valores de PSP en los espaciadores y genes.

	Genes - muestreo completo	Genes - grupo interno	Espaciadores - muestreo completo	Espaciadores - grupo interno
Mínimo	0.0	0.0	0.0	0.0
1er cuartil	3.20	0.10	17.75	1
Mediana	7.30	1.00	40.80	6.90
Media	12.59	5.83	41.60	20.19
3er cuartil	17.55	5.00	64.60	34.00
Max	56.40	46.60	96.80	92.40

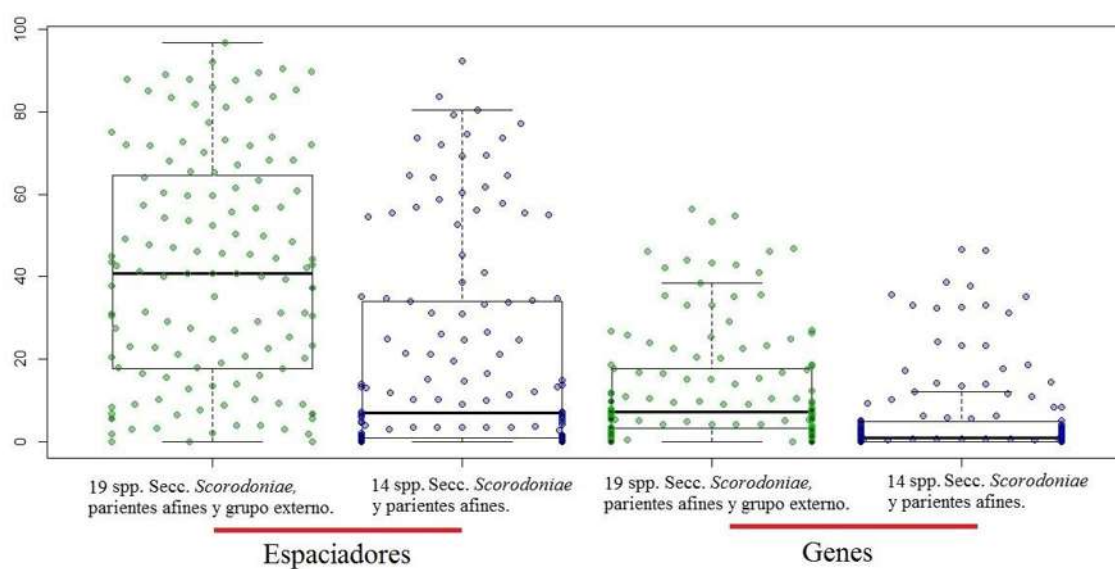


Figura 11: Valores PSP para los espaciadores y genes. Para cada matriz se muestra el muestreo completo y el grupo interno.

Cuadro 8. Estadístico de los valores PSP, para los genes, incluyendo muestreo completo y únicamente grupo interno.

	Muestreo completo				Grupo interno			
	IRA	IRB	LSC	SSC	IRA	IRB	LSC	SSC
Mínimo	0	0	0	7.50	0	0	0	0.80
1er cuartil	0.52	0.60	5.4	10.93	0	0	0.50	1.72
Mediana	2.25	2.05	7.90	22.25	0.35	0.15	1.30	4.25
Media	2.87	3.58	13.57	29.24	0.77	0.63	5.91	16.60
3er cuartil	3.50	3.55	18.70	45.65	0.95	0.77	6.20	34.95
Máximo	15.2	16.70	46.90	56.40	4.2	5	37.80	46.60

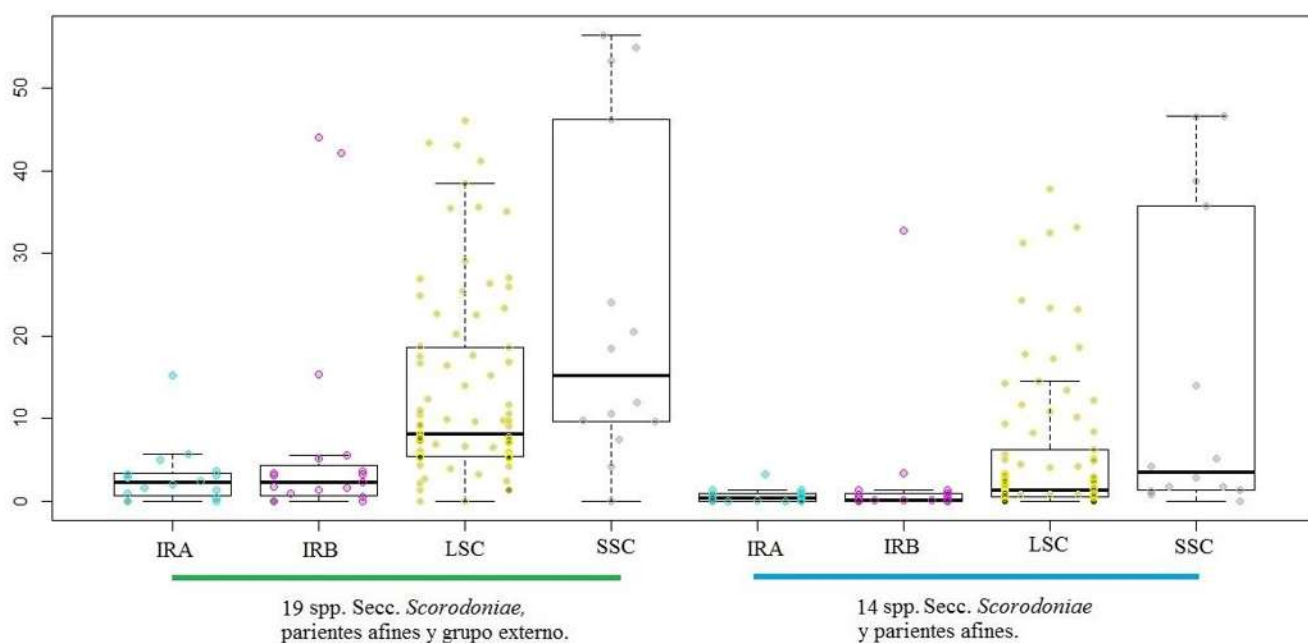


Figura 12: Valores PSP para los genes, evaluando el muestreo completo y el grupo interno. IRA (región invertida repetida A), IRB (región invertida repetida B), LSC (copia única larga) y SSC (copia única corta).

Cuadro 9. Estadístico de los valores PSP, para los espaciadores, incluyendo muestreo completo y grupo interno.

	Muestreo completo				Grupo interno			
	IRA	IRB	LSC	SSC	IRA	IRB	LSC	SSC
Mínimo	1.90	1.90	0	0	0	0	0	0
1er cuartil	6.60	6.45	37.27	40.80	0	0	5.5	5.8
Mediana	10.30	9.75	49.60	59.80	0.40	0.55	13.90	16.50
Media	16.95	14.46	50.63	57.99	0.74	2.24	25.57	35.56
3rd cuartil	20.50	20.93	68.78	83.40	1.30	1.30	42.12	73.70
Máximo	92.10	40.80	90.50	96.80	3.40	21.40	83.80	92.40

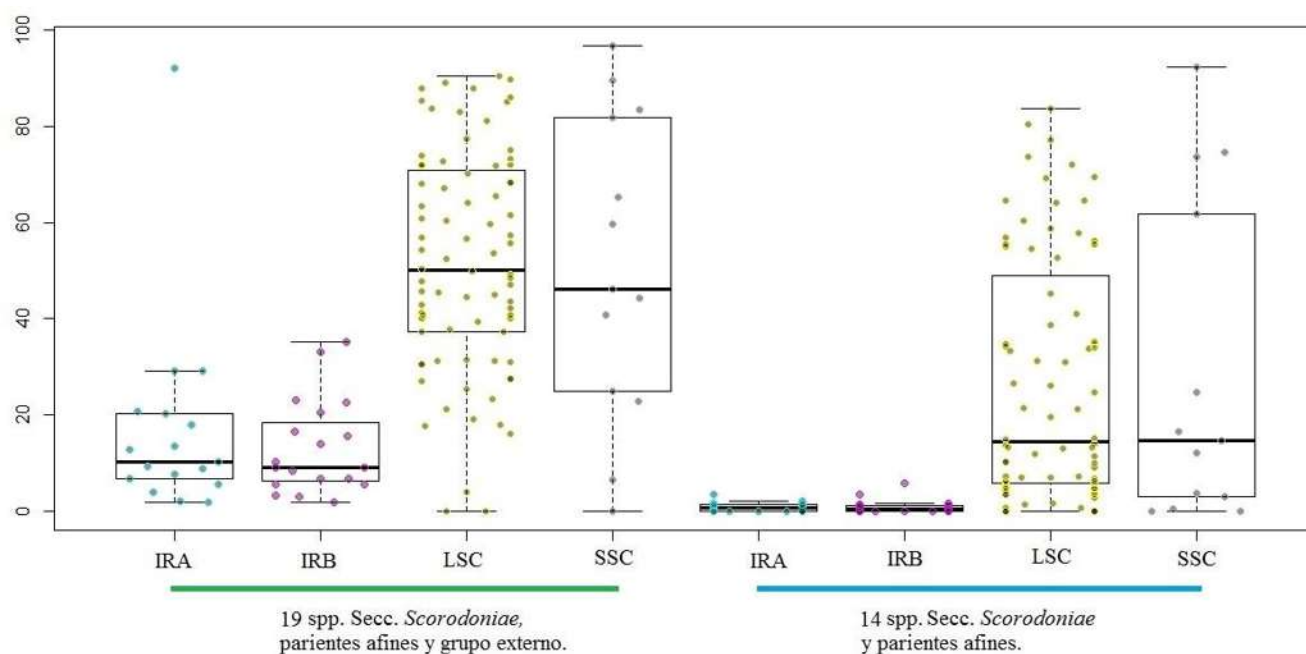


Figura 13: Valores PSP, para los espaciadores, evaluando el muestreo completo y grupo interno. Separando IRA (región invertida repetida A), IRB (región invertida repetida B), LSC (copia única larga) y SSC (copia única corta).

2.3.2.3 Polimorfismo en la región invertida repetida A (IRA - inverted repeated A).

El porcentaje de sitios polimórficos (PSP) en los genes de la región IRA para el muestreo completo presentó un promedio de 2.87%, con valor máximo para *ycf2* de 15.2 %. Mientras que para el grupo interno disminuyó a un promedio de 0.77%, con más alto polimorfismo en *trnN* (4.2%) (Cuadro 8, Fig. 12). En contraste, los valores PSP para los espaciadores del muestreo completo el promedio fue de 16.95%, con el más alto en *trnL-ycf15* (92.10%) y para el grupo interno se obtuvo un promedio de 0.74%, con el más alto en *rpl2-trnH* (3.40%) (Cuadro 9, Fig. 13).

La gráfica para los genes y espaciadores de la región IRA revelaron que los valores PSP en el muestreo completo superaron a los valores del grupo interno. A la vez, se observó que los espaciadores tuvieron valores más altos que los genes alcanzando su máximo en *trnL-ycf15* con 92.1%, y seguido por *rpl23-rpl2* (29.2), *rrn16S-trnV* (29.1), *trnN-trnR* (22.9) y *rpl2-trnH* (20.7) (Fig. 14).

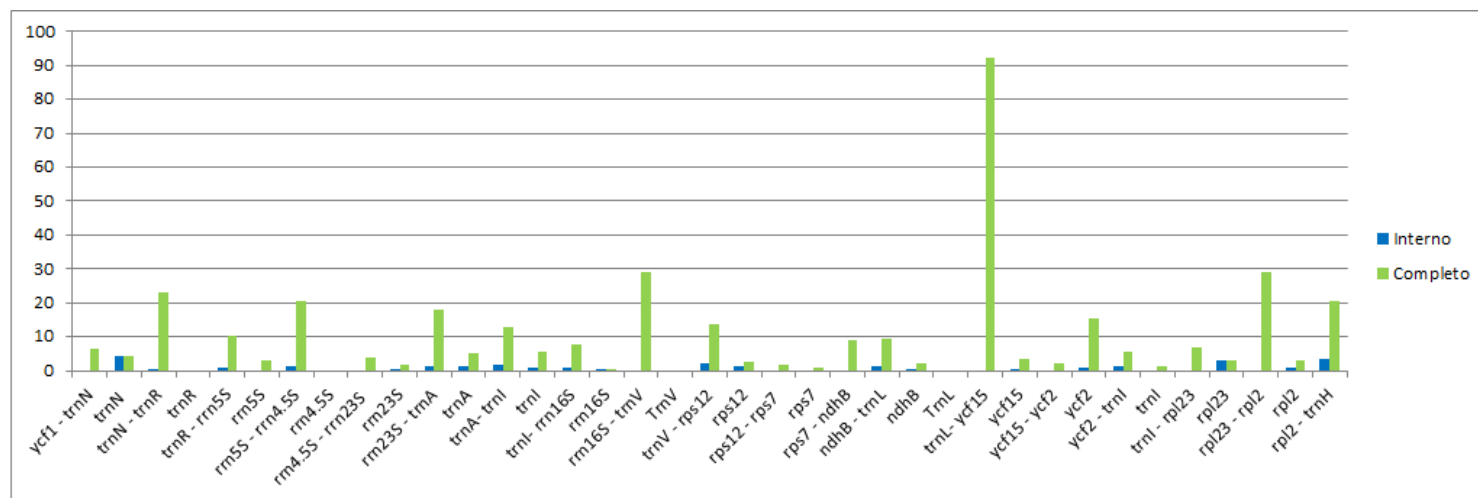


Figura 24: Valores PSP para la región IRA.

2.3.2.4 Polimorfismo en las regiones invertida repetida B (IRB - inverted repeated B).

En porcentaje promedio de sitios polimórficos (PSP) para los genes de la región IRB fue de 3.58% en el muestreo completo y 0.63% en el grupo interno. El gen más polimórfico fue *rps19* con 16.7% de polimorfismo en el muestreo completo y 5% en el grupo interno (Cuadro 8, Fig. 10). En contraste, los valores PSP para los espaciadores en el muestreo completo presentaron un promedio de 14.46%, y 2.24% para el grupo interno. El espaciador más polimórfico fue *rpl22-rps19* con 40.8% en el muestreo completo y 21.40% en el grupo interno (Cuadro 9, Fig. 13).

La gráfica para los genes y espaciadores de la región IRB reveló que en el muestreo completo los valores más grandes de PSP superaron a los valores del muestreo del grupo interno. A la vez, se observó que los espaciadores presentaron valores más altos que los genes alcanzando su máximo en *rpl22-rps19* con 40.8%, y seguido por *ycf15-trnL* (35.2), *rps19-rpl2* (31.2), *trnR-trnN* (23.1) y *trnV-rrn16S* (22.5) (Fig. 15).

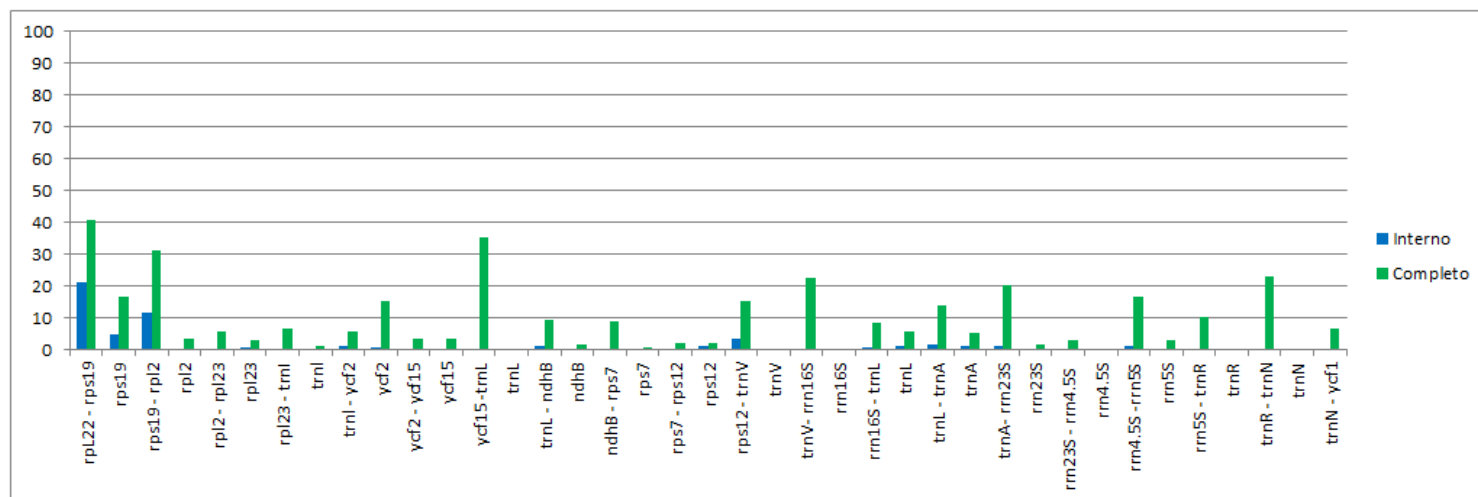


Figura 35: Valores PSP para la región IRB.

2.3.2.5 Polimorfismo en la copia única larga (LSC - large single copy).

El porcentaje de sitios polimórficos (PSP) en los genes de la región LSC para el muestreo completo fue de 13.57%, con mayor polimorfismo en *matK* (46.90%). Mientras que para el grupo interno se redujo a 5.91%, con el más alto en *psbI* (37.80%) (Cuadro 7, Fig. 9). En contraste, los valores PSP para los espaciadores del muestreo completo fue de 50.63%, con el valor más alto 90.50% en *rps16-trnQ* y para el grupo interno de 25.57%, con valor máximo en *rps4-trnT* (83.80%) (Cuadro 9, Fig. 13).

La gráfica para los genes y espaciadores de la región LSC reveló que los valores PSP en el muestreo completo superaron a los valores del grupo interno. A la vez, se observó que los espaciadores tuvieron valores más altos que los genes alcanzando su máximo *rps16-trnQ* (90.5), *rps4-trnT* (89.7), *trnT-trnL* (89.1), *rps8-rpl14* (88) y *trnC-petN* (87.9) (Fig. 16).

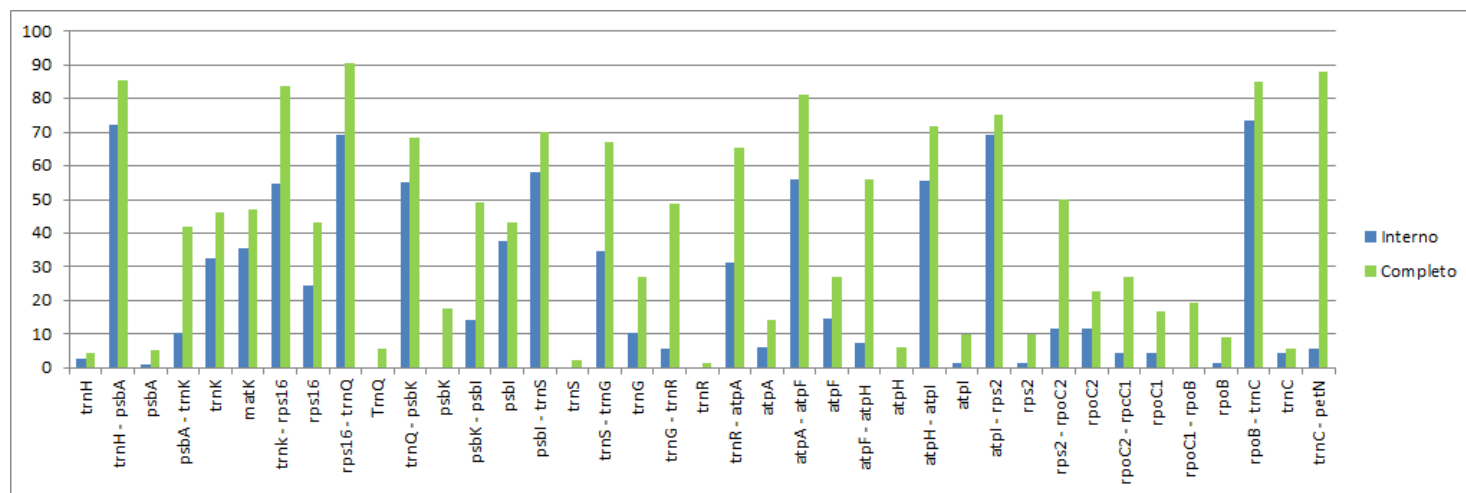


Figura 16: Valores PSP para la región LSC. Continúa en la siguiente página.



Continuación de figura 16: Valores PSP para la región LSC.

2.3.2.6 Polimorfismo en la copia única corta (SSC - small single copy).

El porcentaje promedio de sitios polimórficos (PSP) para los genes de la región SSC en el muestreo completo fue de 29.24% y 16.60% con el grupo interno. El gen más polimórfico fue *ndhA* con 56.40% en el muestreo completo y 46.60% para el grupo interno. (Cuadro 8, Fig. 12). En cambio, los valores PSP de los espaciadores en el muestreo completo presentaron un promedio de 57.99%, y 35.56% para el grupo interno. El espaciador más polimórfico fue *ndhf-rpl32* con 96.80% en el muestreo completo y 92.40% para el grupo interno (Cuadro 9, Fig. 13).

La gráfica para los genes y espaciadores de la región SSC, reveló que los valores PSP en el muestreo completo superaron a los valores del grupo interno. A la vez se observó que los espaciadores tienen valores más altos que los genes, alcanzando su máximo en: *ndhf-rpl32* (96.8%), *rpl32-trnL* (89.6%), *ndhE-ndhG* (87.7%), *ndhG-ndhI* (83.4%) y *rps15-ycf1* (89.1%) (Fig. 17).

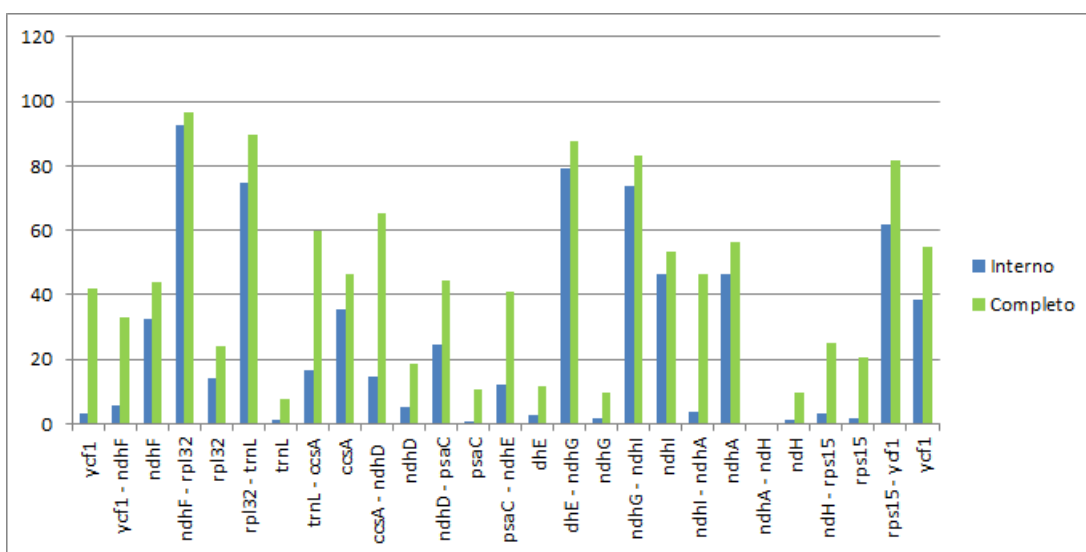


Figura 17: Valores PSP para la región SSC.

2.3.2.7 Variación en genes y espaciadores.

Para ambos muestreos se obtuvieron 10 genes no polimórficos, cuatro de los cuales presentan una sola copia en el genoma de cloroplasto (*rrn4.5S*, *trnN*, *trnfM*, *trnT*-UGU) y tres (*trnV*, *trnR*, y *trnL*-CAA) se presentan dos copias, una en la región IRA y la segunda en IRB. En el muestreo de 14 especies se adicionaron 22 genes no polimórficos (*atpH*, *psbJ*, *psbK*, *psbL*, *psbN*, *rpl36*, *trnE*, *trnF*, *trnG*, *trnP*, *trnQ*, *trnR*, *trnS*-GCU, *trnS*-UGA, *trnT*-GGU y *trnY*), de los cuales *rps7*, *rrn5S* y *trnI* se presentaron también en las regiones IRA e IRB (Cuadro 10).

En cambio, para los espaciadores, tres fragmentos no fueron polimórficos para el muestreo completo (*atpE-atpB*, *psbF-psbE* y *ndhA-ndhH*); para la matriz del grupo interno se encontraron 25 espaciadores no variables, incluyéndose los tres anteriores encontrados en el muestreo completo (*ndhB-rps7*, *ndhK-ndhC*, *psaB-psbA*, *psbD-psbC*, *psbL-psbF*, *rpl2-rpl23*, *rpl23-rpl2*, *rpl23-trnI*, *rpoC1-rpoB*, *rps12-rps7*, *rps7-ndhB*, *rps7-rps12*, *rrn16S-trnV*, *rrn23S-rrn4.5S*, *rrn4.5S-rrn23S*, *trnI-rpl23*, *trnL-ycf15*, *trnN-ycf1*, *trnV-rrn16S*, *ycf1-trnN* *ycf15-trnL*, *ycf15-ycf2*, *ycf2-ycf15*) (Cuadro 10).

Cuadro 10. Ubicación de los genes y espaciadores no polimórficos en las cuatro regiones del genoma de cloroplasto, para el muestreo completo y el grupo interno.

	Genes					Espaciadores				
	IRA	IRB	LSC	SSC	Total	IRA	IRB	LSC	SSC	Total
Completo	4	4	2	0	10	0	0	2	1	3
Interno	7	7	18	0	32	9	9	6	1	25

En cuanto a los veinte genes con valor PSP más altos en las especies, para el muestreo completo (Cuadro 11) y el grupo interno (Cuadro 12) se repiten 17 y en conjunto quedaron 23 (Fig. 18). De los cuales sobresalieron los siguientes: *ndhA* con valor de 56.4% en el muestreo completo y 46.60% en el grupo interno; *ycf1* con valor 54.9% en el muestreo completo y 38.7% en el grupo interno; *ndhI* con valor 53.3% en muestreo completo y 46.6% en el grupo interno; *matK* con 46.9% en el muestreo completo y 35.3% en el grupo interno; *ccsA* 46.2% en el muestreo completo y 35.7% en el grupo interno; y *psbI* 43,3% en el muestreo completo y 37.8 % en el grupo interno. Al graficar el valor PSP de los 23 genes (Fig.18) se observa que el valor PSP en el muestreo completo disminuye drásticamente al analizar únicamente el grupo interno, como es el caso de *ycf1* (corto) que de 42.1% baja a 3.1 % y *rpl22* que de 33.1% baja a 3.4 % (Fig. 18). Solo para el muestreo completo, los genes *ycf1* (corto), *rpl22* y *trnG* fueron altamente polimórficos, mientras que en el análisis del grupo interno resultaron polimórficos *trnM*, *rpoA* y *rpl32*.

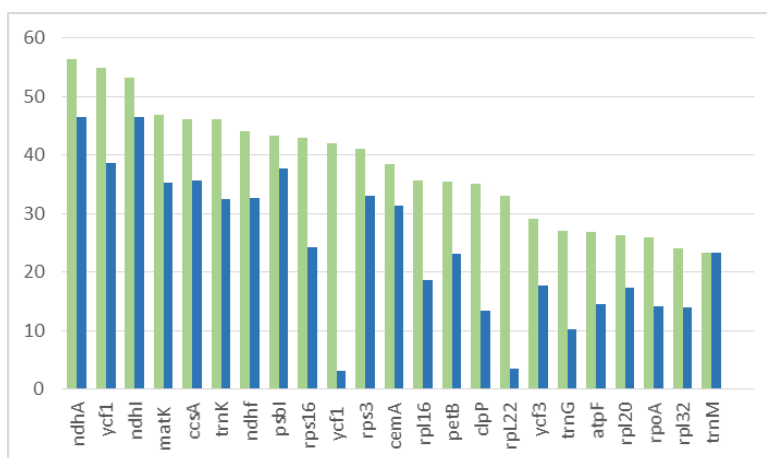


Figura 48: Comparación de valores PSP en 23 genes, en azul el muestreo completo y en verde el grupo interno.

Por otro lado, de los veinte espaciadores más polimórficos con valores PSP más altos en las especies del muestreo completo (Cuadro 13) y el grupo interno (Cuadro 14) se repiten 16 y en conjunto quedaron 24 (Fig. 19). De los cuales sobresalieron los siguientes espaciadores: *ndhf-rpl32* con valor de 96.8% en el muestreo completo y 92.4% en el grupo interno; *trnT-trnL* 89.1% en el muestreo completo y 76.4% en el grupo interno; *rps16-trnQ* 90.5% en el muestreo completo y 69.3% en el grupo interno; *rpl32-trnL* 89.6% en el muestreo completo y 74.7% en el grupo interno; *rps4-trnT* 89.7% en el muestreo completo y 83.8% en el grupo interno; *rps8-rpl14* con 88% en el muestreo completo y 80.5% en el grupo interno; y *ndhE-ndhH* 87.7% en el muestreo completo y 79.3% en el grupo interno. También se aprecia que en algunos casos el valor PSP en el muestreo completo disminuye drásticamente cuando se analiza únicamente el grupo interno, como es el caso de *trnL-ycf15* que de 92.1% baja drásticamente a 0%, en *trnC-petN* de 87.9% disminuye a 5.8% e *ycf4-cemA* que de 83% baja a 34.3% (Fig. 19).

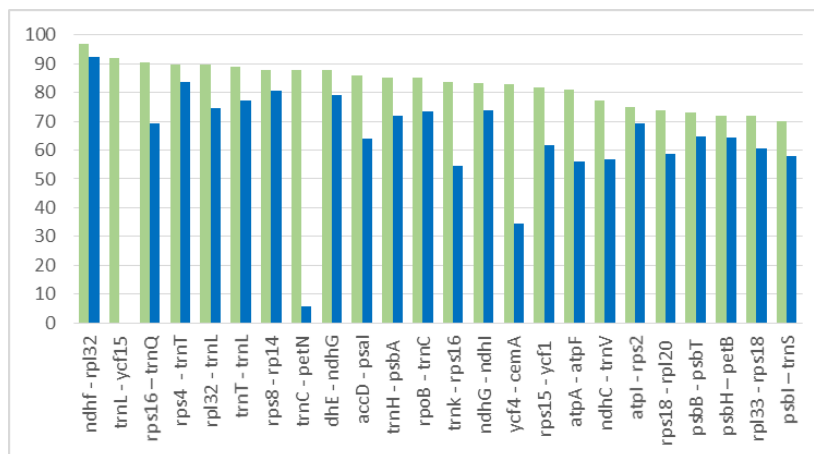


Figura 59: Comparación de valores PSP en 24 espaciadores. En azul el muestreo completo y en verde el grupo interno. El espaciador *trnL-ycf15* tiene valores de cero cuando se analiza el grupo interno.

Cuadro 11. Estadísticos de variación para los veinte genes más polimórficos en el alineamiento del muestreo completo. En negrita se resaltan los genes que también son polimórficos en el muestreo del grupo interno.

Nombre del gen	Región de ubicación	Longitud en pb	Número de sitios idéntico	Número de sitios variables	PSI	PSP	Porcentaje de identidad por par	Mediana	Desviación estándar.	Valor mínimo	Valor máximo	Cantidad de GC	Porcentaje de GC	Numero de Gaps	Porcentaje de gaps
ndhA	SSC	2228	972	1256	44	56	87.5	2008.8	154	1599	2172	12393	32.5	4111	9.7
ycf1	SSC	5740	2590	3150	45	55	85.7	5228.6	325	4505	5562	31026	31.3	9717	8.9
ndhI	SSC	507	237	270	47	53	92.2	480.6	66.7	288	507	3199	35	283	3
matK	LSC	1572	835	737	53	47	90.3	1507.8	94.1	1222	1572	9634	33.7	1123	3.8
ccsA	SSC	990	533	457	54	46	90.5	946.2	61.3	721	978	5413	30.1	833	4.4
trnK	LSC	2668	1438	1230	54	46	53.9	2514.8	125	2065	2395	16381	34.3	2910	5.7
ndhF	SSC	2276	1274	1002	56	44	90.7	2170.7	106	1921	2260	13561	32.9	1935	4.5
psbI	LSC	164	93	71	57	43	93.8	159.3	10.1	120	164	942	32.9	75	2.5
rps16	LSC	1206	687	519	57	43	91.9	1091.1	55.7	860	1148	7388	35.6	2166	9.5
<i>ycf1</i>	SSC	1396	808	588	58	42	93.2	1151.9	74	886	1308	7681	35.1	4637	17.5
rps3	LSC	666	392	274	59	41	93.2	650.4	36.6	502	665	4313	34.9	296	2.3
cemA	LSC	693	427	266	62	38	94.4	679.2	46.7	481	693	4175	32.4	263	2
rpl16	LSC	1365	879	486	64	36	93.1	1268.9	23.7	1208	1299	8529	35.4	1826	7
petB	LSC	1451	938	513	65	35	93.4	1348.2	30.5	1272	1393	9286	36.3	1876	6.8
clpP	LSC	1210	785	425	65	35	92.6	1066.1	39.5	964	1170	7486	37	2734	11.9
<i>rpl22</i>	LSC	480	321	159	67	33	94.1	466.1	8.9	429	474	3127	35.3	264	2.9
ycf3	LSC	2022	1433	589	71	29	93.9	1910.9	57.9	1752	1981	13261	36.6	2103	5.5
<i>trnG</i>	LSC	786	574	212	73	27	95.2	755.6	15.5	710	774	4978	34.7	516	3.5
atpF	LSC	1295	946	349	73	27	94.8	1246.9	31	1153	1264	8378	35.4	913	3.7
rpl20	LSC	390	287	103	74	26	95.9	384.6	8.1	354	390	2509	34.3	103	1.4

Porcentajes de sitios idénticos (PSI), porcentaje de sitios polimórficos (PSP), copia única larga; (LSC), copia única pequeña (SSC), guanina (G) y citosina (C).

Cuadro 12. Estadísticos de variación para los veinte genes más polimórficos en el alineamiento del grupo interno. En negrita se resaltan los genes que también son polimórficos en el muestreo completo.

Nombre del gen	Región de ubicación	Longitud en pb	Número de sitios idénticos	Número de sitios variables	PSI	PSP	Porcentaje de identidad por par	Media	Desviación. estándar.	Valor mínimo	Valor máximo	Cantidad de GC	Porcentaje de GC%	Número de gaps	Porcentaje de gaps
ndhA	SSC	2117	1129	988	53	46.6	89.5	1971	160.9	1599	2103	8938	32.4	1987	6.7
ndhI	SSC	507	271	236	54	46.5	92.3	472	75.7	288	507	2317	35.1	277	4
ycf1	SSC	5550	3400	2150	61	38.7	88.9	5141	334.4	4505	5508	22550	31.4	5732	7.4
psbI	LSC	164	102	62	62	37.8	93.8	158	11.6	120	163	669	32.6	69	3.3
ccsA	SSC	984	633	351	64	35.7	92	937	68.9	721	978	3922	29.9	662	4.8
matK	LSC	1563	1011	552	65	35.3	92.2	1489	103.1	1222	1557	7004	33.7	943	4.3
rps3	LSC	665	445	220	67	33.1	94.2	646	41.8	502	665	3135	34.7	267	2.9
ndhF	SSC	2236	1504	732	67	32.7	92.6	2147	114.5	1921	2232	9897	32.9	1232	3.9
trnK	LSC	2584	1746	838	68	32.4	93.5	2494	139.5	2065	2577	11962	34.3	1266	3.5
cemA	LSC	690	474	216	69	31.3	95.3	675	53.8	481	690	3062	32.4	209	2.2
rps16	LSC	1113	843	270	76	24.3	96.1	1084	62.1	860	1105	5426	35.8	392	2.5
trnM	LSC	73	56	17	77	23.3	96.6	72.1	3.3	60	73	416	41.3	13	1.3
petB	LSC	1391	1068	323	77	23.2	96.2	1342	31.9	1272	1366	6802	36.3	633	3.3
rpl16	LSC	1299	1057	242	81	18.6	96.9	1262	23.6	1208	1279	6277	35.6	516	2.8
ycf3	LSC	1955	1607	348	82	17.8	95.7	1899	62.4	1572	1943	9701	36.6	773	2.8
rpl20	LSC	387	320	67	83	17.3	97.4	384	9.2	354	387	1833	34.1	49	0.9
atpF	LSC	1268	1083	185	86	14.5	97.1	1244	35.5	1153	1264	6152	35.4	336	1.9
rpoA	LSC	1011	867	144	86	14.2	97.3	985	50.1	861	1011	4825	35	204	1.5
rpl32	SSC	171	147	24	86	14	97.7	170	5.2	151	171	779	32.8	20	0.8
clpP	LSC	1069	925	144	87	13.5	97.2	1053	30.1	964	1068	5478	37.2	223	1.5

Porcentajes de sitios idénticos (PSI), porcentaje de sitios polimórficos (PSP), copia única larga; (LSC), copia única pequeña (SSC), guanina (G) y citosina (C).

Cuadro 13. Estadísticos de variación para los veinte espaciadores más polimórficos en el alineamiento del muestreo completo. En negrita se resaltan los espaciadores que también son polimórficos en el muestreo del grupo interno.

Nombre del espaciador	Región de ubicación	Longitud en pb	Número de sitios idénticos	Número de sitios variables	PSI	PSP	Porcentaje de identidad por par	Media	Desviación estándar.	Valor mínimo	Valor máximo	Cantidad de GC	Porcentaje de GC%	Número de gaps	Porcentaje de gaps
ndhf-rpl32	SSC	853	27	826	3	97	53.7	387	154.5	115	827	1745	23.8	8853	54.6
<i>trnL-ycf15</i>	IRA	365	29	336	8	92	83.3	257.4	60.5	31	359	2252	46	2044	29.5
rps16-trnQ	LSC	1542	146	1396	10	91	62.7	798.9	182.3	543	1172	4249	28	14117	48.2
rps4-trnT	LSC	439	45	394	10	90	77.2	337	50.1	195	387	1600	25.1	1929	23.2
rpl32-trnL	SSC	936	97	839	10	90	65.5	600.3	112.6	408	900	3220	28.3	6364	35.8
trnT-trnL	LSC	820	89	731	11	89	72.4	605.5	106	336	696	2902	25.3	4026	25.9
rps8-rpl14	LSC	209	25	184	12	88	77.1	166.4	30.7	58	193	816	25.9	809	20.4
<i>trnC-petN</i>	LSC	903	109	794	12	88	59.3	262.9	244.2	152	887	1806	35.4	5939	53.7
<i>ndhE-ndhG</i>	SSC	269	33	236	12	88	72.6	189.1	48.5	43	236	856	24	1305	26.6
<i>accD-psaI</i>	LSC	797	111	686	14	86	69.7	471.1	113.5	276	717	2400	26.8	6193	40.9
trnH-psbA	LSC	436	64	372	15	85	60.8	254.5	58.1	164	369	1126	23.6	3449	41.6
rpoB-trnC	LSC	1292	193	1099	15	85	80	1087	181.7	405	1167	5922	28.7	3890	15.8
<i>trnk-rps16</i>	LSC	1040	171	869	16	84	70.6	605.7	142.7	367	943	3244	28.2	8252	41.8
ndhG-ndhI	SSC	409	68	341	17	83	78.2	334.9	69	84	381	1754	27.7	1090	14.6
<i>ycf4-cemA</i>	LSC	938	158	780	17	83	73.8	549.3	126.7	368	876	3357	32.2	7226	40.9
rps15-ycf1	SSC	481	87	394	18	82	72.9	350.2	110.6	30	445	1775	26.7	1722	20.6
atpA-atpF	LSC	122	23	99	19	81	72.7	88.8	15.4	55	112	312	18.6	631	27.2
ndhC-trnV	LSC	1244	282	962	23	77	73.4	819	149.5	491	1156	4984	32	8075	34.2
atpI-rps2	LSC	253	63	190	25	75	81.9	210	36.3	79	231	921	23.1	817	17
rps18-rpl20	LSC	257	66	191	26	74	80.6	221.9	26.1	145	237	1506	35.8	577	12

Porcentajes de sitios idénticos (PSI), porcentaje de sitios polimórficos (PSP), copia única larga; (LSC), copia única pequeña (SSC), guanina (G) y citosina (C).

Cuadro 14. Estadísticos de variación para los veinte espaciadores más polimórficos en el alineamiento del grupo interno. En negrita se resaltan los genes que también son polimórficos en el muestreo completo.

Nombre del espaciadores	Región de ubicación	Longitud en pb	Número de sitios idénticos	Número de sitios variables	PSI	PSP	Porcentaje de identidad por par	Media	Desviación. estándar.	Valor mínimo	Valor máximo	Cantidad de GC	Porcentaje de GC	Número de gaps	Porcentaje de gaps
ndhf-rpl32	SSC	459	35	424	7.6	92.4	57.8	325.9	106.5	115	456	1107	24.3	1863	29
rps4-trnT	LSC	378	61	317	16.2	83.8	79.3	326.4	53.7	195	368	1151	25.3	723	13.7
rps8-rpl14	LSC	185	36	149	19.5	80.5	82.4	161.4	33.7	58	180	578	25.7	331	12.8
<i>ndhE -ndhG</i>	SSC	223	46	177	20.7	79.3	77.3	179.7	52.2	43	219	587	23.5	426	14.5
trnT-trnL	LSC	696	159	537	22.9	77.1	76.4	578.4	111.5	336	679	2034	25.2	1632	16.8
rpl32-trnL	SSC	673	169	504	25.3	74.7	74.7	555.1	74.3	408	646	2205	28.5	1650	17.5
ndhG-ndhI	SSC	388	102	286	26.3	73.7	84.6	326.1	78.1	84	381	1238	27.3	562	11
rpoB-trnC	LSC	1186	313	873	26.4	73.6	83.9	1069.1	208.3	405	1167	4296	28.7	1636	9.9
trnH-psbA	LSC	341	95	246	28	72	68.7	238.5	50	164	314	776	23.7	1435	30.1
atpI-rps2	LSC	235	72	163	30.6	69.4	82.4	203.9	40.5	79	228	642	22.5	436	13.3
rps16-trnQ	LSC	788	242	546	30.7	69.3	82.2	699.4	72.7	543	774	2852	29.2	1239	11.2
<i>psbB-psbT</i>	LSC	192	68	124	35.4	64.6	87.2	182.7	29.5	77	192	818	32.8	130	4.8
<i>psbH-petB</i>	LSC	141	50	91	35.5	64.5	87.8	126	21.2	51	141	449	25.6	210	25.6
<i>accD-psaI</i>	LSC	464	166	298	35.9	64.1	83.3	421.1	52.7	276	463	1615	27.4	600	9.2
rps15-ycf1	SSC	425	162	263	38.1	61.9	77.9	326.9	119.9	30	424	1207	26.4	706	13.4
<i>rpl33-rps18</i>	LSC	172	68	104	39.5	60.5	88.9	162.5	27.1	69	172	641	28.2	133	5.5
rps18-rpl20	LSC	240	99	141	41.3	58.7	84.3	217.6	29.2	145	237	1090	35.9	313	9.3
<i>psbI-trnS</i>	LSC	164	69	95	42.1	57.9	83.9	119.5	42.5	37	160	315	18.9	284	14.5
ndhC-trnV	LSC	955	412	543	43.2	56.8	84.5	753.4	108.8	491	945	3378	32	2822	21.1
atpA-atpF	LSC	115	50	65	43.9	56.1	80	92.6	13.7	57	112	242	18.8	314	19.5

Porcentajes de sitios idénticos (PSI), porcentaje de sitios polimórficos (PSP), copia única larga; (LSC), copia única pequeña (SSC), guanina (G) y citosina (C).

Las regiones más polimórficas seleccionadas, en base a los valores del porcentaje de sitios polimórficos (PSP) y los valores de diversidad nucleotídica (Pi), sobresalieron en el muestreo completo los genes *matK*, *ndhF* y *rpl22* (Fig. 20A). En cambio, para el grupo interno fueron *psbI*, *rps3* y *trnM* (Fig. 20B). En cuanto a los espaciadores, con el muestreo completo destacaron *rps8-rpl14*, *trnK-rps16* y *trnT-trnL* (Fig. 20C). Mientras que para el grupo interno *ndhF-rpl32*, *rps15-ycf1* y *rps4-trnT* (Fig. 20D). Por último, en ambos muestreos se coincidió con los genes *rps16*, *ycf1* y los espaciadores *rpl32-trnL* y *rps16-trnQ* (Cuadro 15), en consecuencia, se seleccionaron ocho genes y ocho espaciadores.

Cuadro 15. Selección de los genes y espaciadores más polimórficos, con base en el porcentaje de sitios polimórficos (PSP) y los valores de diversidad nucleotídica (Pi). En negritas aparecen las regiones que sobresalen tanto en el muestreo completo como el grupo interno.

Genes			Espaciadores		
Muestreo completo	Pi	PSP	Muestreo completo	Pi	PSP
<i>rpl22</i>	0.04445	33.1	<i>trnK-rps16</i>	0.06287	83.6
<i>ycf1</i>	0.04047	54.9	<i>rps8-rpl14</i>	0.06196	88.0
<i>rps16</i>	0.03680	43.0	<i>rpl32-trnL</i>	0.06170	89.6
<i>matK</i>	0.03533	46.9	<i>rps16-trnQ</i>	0.06108	90.5
<i>ndhF</i>	0.03267	44.0	<i>trnT-trnL</i>	0.06037	89.1
Grupo interno	Pi	PSP	Grupo interno	Pi	PSP
<i>trnM</i>	0.00726	23.3	<i>rps4-trnT</i>	0.01288	83.3
<i>rps3</i>	0.00648	33.1	<i>rps16-trnQ</i>	0.01163	69.3
<i>psbI</i>	0.00634	37.8	<i>ndhF-rpl32</i>	0.01128	92.4
<i>rps16</i>	0.00526	24.3	<i>rps15-ycf1</i>	0.01099	61.9
<i>ycf1</i>	0.00520	38.7	<i>rpl32-trnL</i>	0.01074	74.7

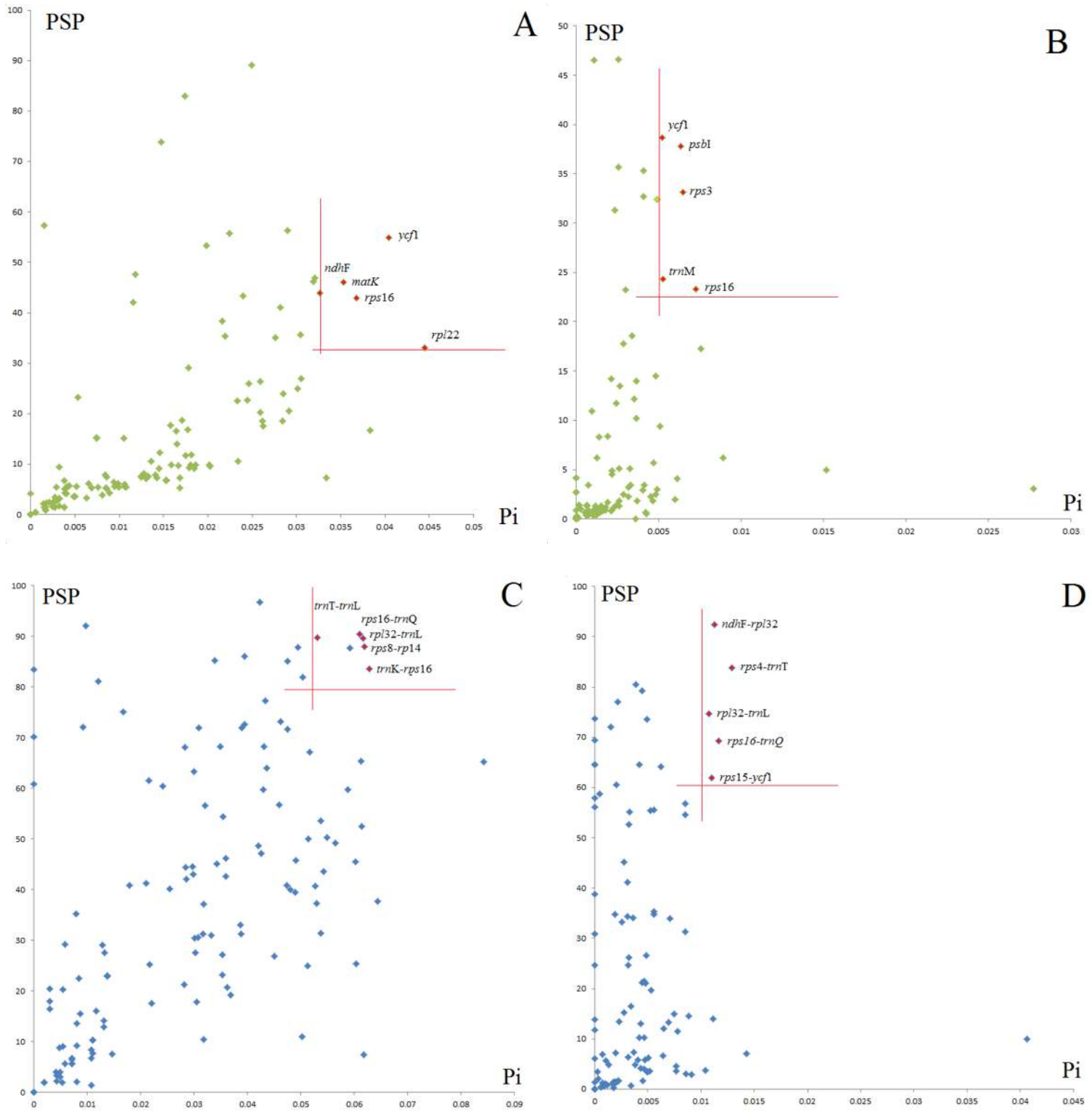


Figura 20. Selección de genes y espaciadores con más alto PSP (eje X) y P_i (eje Y). En rojo se muestran las regiones seleccionadas. Genes A) Muestreo completo; B) Grupo interno. Espaciadores D) muestreo completo. C) grupo interno.

2.3.2.8 Sitios repetitivos simples (SSRs).

Se detectaron 22 unidades repetidas en total (Cuadro 16), de las cuales 4 son di-nucleótidos, 8 tri-nucleótidos, 5 tetra-nucleótidos, 4 penta-nucleótidos y 1 hexa-nucleótido. En total suman 5,315 secuencias, las más abundantes fueron los dinucleótidos AG (1745) y AT (1888), seguidas por AC (657) y los trinucleótidos AAT (271), AAG (214) y AAC (111) (Cuadro 17, Cuadro 18 y Fig. 21). Los sitios repetitivos menos frecuentes fueron los penta-nucleótidos AAAAT y AAATT presentes únicamente en *Salvia urica* (Cuadro 18 y Fig. 21). Se observan 29 secuencias distintas en el dinucleótido AT con longitudes de 6 a 29 pb, 21 secuencias del trinucleótido AAT, en longitudes de 9 a 16 pb (Cuadro 16).

Cuadro 16. Unidades repetidas simples (SSRs).

Unidad repetida	Secuencia	Unidad repetida	Secuencia
1)AC	ACACAC	3)AT	TCTCTCTC
	CACACA		GAGAGAGAG
	GTGTGT		GAGAGAGAGA
	TGTGTG		AGAGATAGAGAG
	ACACACA		CTCTCTATCTCT
	CACACAC		TCTCTCATCTCT
	GTGTGTG		TCTCTCTTTCTCTC
	TGTGTGT		ATATAT
	CACACACA		TATATA
	ACACACACA		ATATATA
	CACACACAC		TATATAT
			ATATATAT
2)AG	AGAGAG		TATATATA
	AGAGAG		ATATATATA
	CTCTCT		TATATATAT
	GAGAGA		ATATATATAT
	TCTCTC		TATATATATA
	AGAGAGA		ATATATATATA
	CTCTCTC		TATATAATATA
	GAGAGAG		TATATTATATA
	TCTCTCT		TATATATATAT
	AGAGAGAG		ATATAATATATA
	CTCTCTCT		ATATACATATAT
	GAGAGAGA		

Unidad repetida	Secuencia	Unidad repetida	Secuencia
	ATATATATATAT		ATAATAATAA
	ATATATCATATA		TAATAATAAT
	TATATAAATATA		TATTATTATT
	TATATATATATA		TTATTATTAT
	ATATATAATATAT		ATTATTATTAT
	ATATATATATATA		ATAATAATAATA
	TATATATATATAT		TAATAATAATAA
	ATATATATATATAT		TTATTATTTTATTA
	TATATATAATATAT		ATAATGAATAATAAT
	TATATATATATATA		TNATTATTATATTAT
	ATATAATATATATAT		TTATTAATATTATTA
	TATATATATATATATA		TATTATCTATTATTAT
	TATATACTNTATATATAATA		TTATTATTATAATTAT
	TAT	8)ACC	GGTGGTGGT
4)CG	CGCGCG	9)ACT	GTAGTAGTA
	CGCGCGC	10)AGC	AGCAGCAGC
	GCGCGC		CAGCAGCAG
	GCGCGCG		CTGCTGCTG
5)AAC	AACAACAAC		GCAGCAGCA
	CAACAACAA		TGCTGCTGC
	TTGTTGTTG	11)AGG	CCTCCTCCT
	TTGTTGTTGT	12)ATC	ATGATGATG
	AACAAGAACAACAAC		TCATCATCA
6)AAG	AAGAAGAAG		TGATGATGA
	AGAAGAAGA		ATGATGATGA
	TTCTTCTTC		TCATCATCAT
	CTTCTTCTT	13)AAAC	AAACAAACAAAC
	GAAGAAGAA	14)AAAG	CTTCTTTTCTTT
	TCTTCTTCT		TTTCTTTTCTTTCT
	AGAAGAAGAA		CTTCTTTTCTTTCTTT
	CTTCTTCTTC	15)AAAT	AATAAATAAATA
	GAAGAAGAAG		TAAATAAATAAA
	TTCTTCTTCT		ATAAATAAATAAA
	TCTTCTTCTTC		TTTATTTATTTAT
	TTCTTCTTCTGCTTCT		TATTTATTTATTTAT
7)AAT	AATAATAAT		TATTTATTTACTTTTTTATTT
	ATAATAATA		AT
	ATTATTATT	16)ACAG	GTCTGTCTGTCT
	TAATAATAA	17)AGAT	TCTATCTATCTA
	TATTATTAT		TTCTTTTCTTTTTTTTCTTCT
	TATTATTAT	18)AAAAG	CTTTT
	TTATTATTA	19)AAAAT	TTTTATTTTATTTTA
	AATAATAATA	20)AAATT	TTAAATTAAATTAATA

Unidad repetida	Secuencia
	ATTAGATTAGATTTAGATTA
21)AATCT	G
	CTAATCTAAATCTAATCTAA
	T
22)AGATA	
T	ATAGATATAGATATAGAT

Cuadro 27. Frecuencia de secuencias cortas repetidas simples (SSRs), por cada uno de los di y tri nucleótidos encontrados.

	AC	AG	AT	CG	AAC	AAG	AAT	ACC	ACT	AGC	AGG	ATC
<i>S. aequidistans</i>	46	122	133	7	8	15	18	0	1	6	1	5
<i>S. amarissima</i>	47	126	141	7	8	15	21	0	1	6	1	5
<i>S. areolata</i>	47	121	134	7	8	15	18	0	1	6	1	5
<i>S. breviflora</i>	44	124	123	7	8	15	14	0	1	6	1	5
<i>S. dugesii</i>	47	126	143	7	8	15	23	0	1	6	1	5
<i>S. inconspicua</i>	48	126	141	7	8	15	21	0	1	6	1	5
<i>S. keerlii</i>	47	126	136	7	8	17	21	1	1	6	1	4
<i>S. lasiantha</i>	49	125	133	7	7	15	20	0	1	6	1	4
<i>S. melissodora</i>	47	126	140	7	8	15	22	0	1	6	1	5
<i>S. nepetoides</i>	47	125	128	7	8	15	16	0	1	6	1	5
<i>S. occidua</i>	47	122	126	7	8	15	16	0	1	6	1	4
<i>S. ramosa</i>	47	126	136	7	8	17	21	1	1	6	1	4
<i>S. semiatrata</i>	48	126	143	7	8	15	20	0	1	6	1	5
<i>S. urica</i>	46	124	131	7	8	15	20	0	1	6	1	5
Total	657	1745	1888	98	111	214	271	2	14	84	14	66

Cuadro 18. Frecuencia de secuencias cortas repetidas simples (SSRs), por cada uno de los tetra, penta y hexa nucleótidos encontrados.

	AAAC	AAAG	AAAT	ACAG	AGAT	AAAAG	AAAAT	AAATT	AATCT	AGATAT
<i>S. aequidistans</i>	1	1	4	1	1	1	0	0	2	0
<i>S. amarissima</i>	1	2	3	1	1	1	0	0	2	0
<i>S. areolata</i>	1	1	3	1	1	1	0	0	2	0
<i>S. breviflora</i>	1	2	2	1	1	1	0	0	2	1
<i>S. dugesii</i>	1	1	4	1	1	1	0	0	2	1
<i>S. inconspicua</i>	1	1	4	1	1	1	0	0	2	0
<i>S. keerlii</i>	1	1	4	1	0	0	0	0	1	0
<i>S. lasiantha</i>	1	1	4	1	0	1	0	0	2	1
<i>S. melissodora</i>	1	1	5	1	1	1	0	0	2	1
<i>S. nepetoides</i>	1	1	4	1	1	1	0	0	2	0
<i>S. occidua</i>	0	1	4	1	1	1	0	0	2	0
<i>S. ramosa</i>	1	1	4	1	0	0	0	0	1	0
<i>S. semiatrata</i>	1	1	5	1	1	1	0	0	2	1
<i>S. urica</i>	1	1	2	1	1	1	1	1	2	0
Total	13	16	52	14	11	12	1	1	26	5

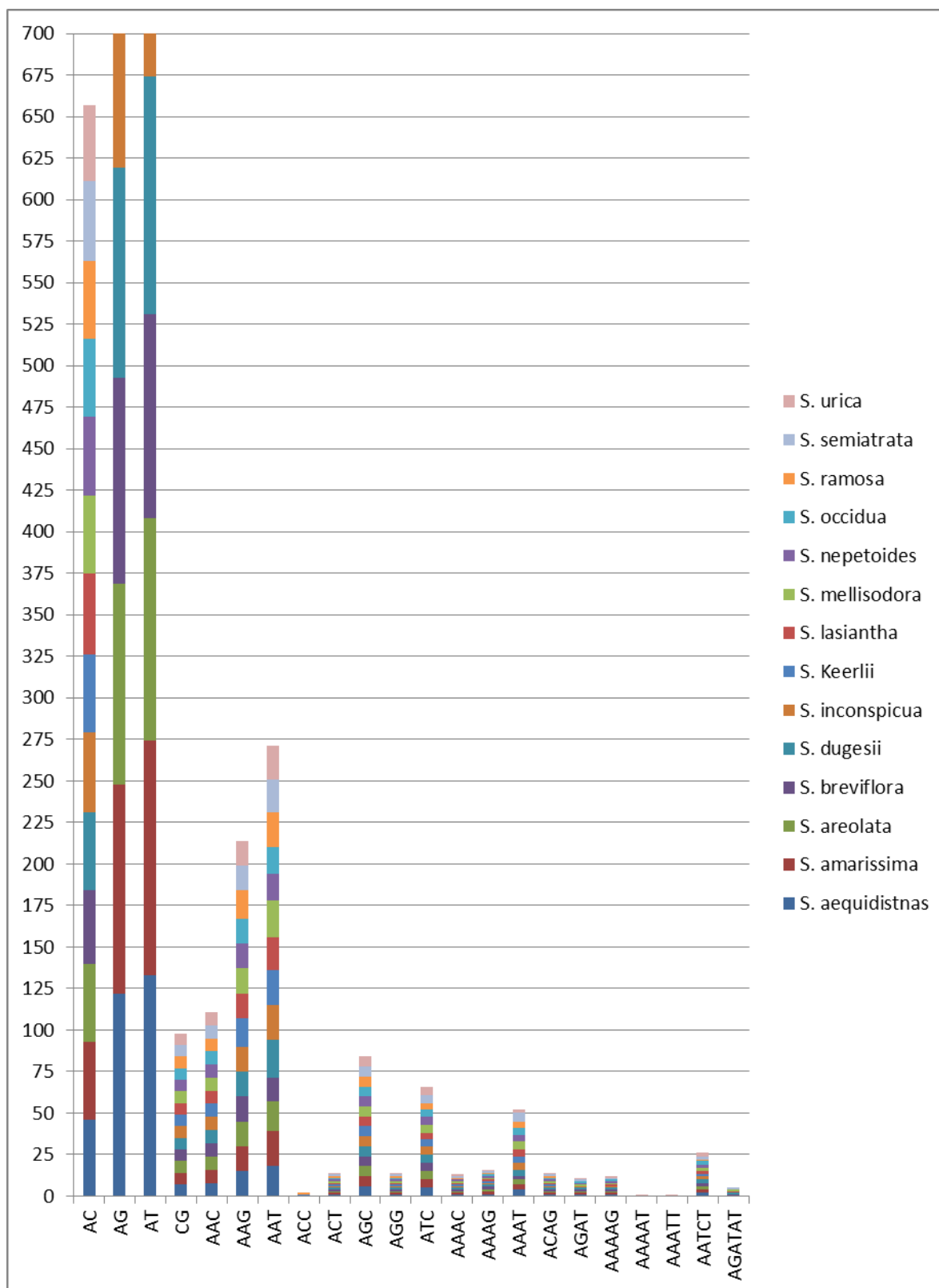


Figura 21: Frecuencia de secuencias cortas repetidas simples (SSRs) encontradas por cada una de los di, tri, tetra, penta y hexanucleótidos. Dos dinucleótidos sobrepasan los 700 pb; AG alcanza 1745 pb y AT llega a 1888 pb.

2.3.3 Reconstrucción filogenética

El alineamiento para la matriz de datos completa (19 spp.) con todos los genes del genoma de cloroplasto fue de 112,282 pb. Se obtuvieron 6,425 sitios variables no parsimoniosamente informativos y 4,048 (3.60%) sitios parsimoniosamente informativos, con los dos mejores árboles de longitud 12,507 se obtuvo el árbol de consenso estricto (Fig. 22) con índice de consistencia de 0.91 (IC) e índice de retención de 0.08 (IR). El grupo externo se ubica en la parte basal con *Boea hygrometrica*, seguido de *Sesamum indicum*, *Tectona grandis* y *Origanum vulgare*, todos estos clados con soportes de 100% de bootstrap. Enseguida con soporte de 100% se encuentra *Salvia miltiorrhiza*, como hermana del grupo interno. El clado monofilético formado por el grupo interno con un soporte de 100%, subdividido en dos subclados y una rama (R1) con *S. ramosa*, especie basal del grupo interno. El clado ABC, con menor soporte (60%), se encuentra una tricotomía, una rama (R2) con *S. dugesii* y los subclados A y B; en el clado A se encuentran *S. lasiantha* y *S. semiatrata* (92% soporte), en el subclado B (71 % soporte) se encuentra la mayoría de especies de la secc. *Scorodoniae*, con soporte de 71%, incluyendo a *S. keerlii* en la parte basal de este subclado, seguido de las especies hermanas *S. breviflora* y *S. melissodora*, (100% soporte). El subclado C (100% soporte) con la secc. *Uricae* y sus dos especies *S. amarissima* y *S. urica*. Finalmente, en el clado D (100% soporte) se encuentra en su parte basal a *S. aequidistans*, seguida de *S. nepetoides* (100% soporte), posteriormente se encuentra *S. inconspicua* (88% soporte), y por último *S. areolata* y *S. occidua* (100% soporte).

Para la misma matriz de datos completa (19 spp.) con todos los genes del genoma de cloroplasto, el análisis de inferencia Bayesiana mostro que el grupo externo (*Boea hygrometrica*) se ubica con *Sesamum indicum*, seguido de *Tectona grandis* y *Origanum vulgare*, todos estos clados con soporte de probabilidad posterior de 100%. Enseguida con soporte de 100% se encuentra *Salvia miltiorrhiza*, como hermana del grupo interno. El clado monofilético formado por el grupo interno con un soporte de 100%, subdividido en dos subclados y una rama (R1) con *S. ramosa*, especie basal del grupo interno. A continuación, le sigue el subclado C (100% soporte) con la secc. *Uricae* y sus dos especies

S. amarissima y *S. urica*. En el clado ABD con menor soporte (57 %), se observan el clado AB con soporte de 100 %, formado por los subclados A y B. En el subclado A se encuentra en su parte basal *S. dugesii* (71% soporte) y las especies hermanas *S. lasiantha* y *S. semiatrata* (100% soporte); en el subclado B, se encuentra la mayoría de las especies de la secc. *Scorodoniae* (100% soporte), con *S. keerlii* en la parte basal de este subclado (71% soporte), seguido de las especies hermanas *S. breviflora* y *S. melissodora* (100% soporte). Finalmente, el subclado D (100% soporte), en la parte basal a *S. aequidistans* (100% soporte), seguida de *S. nepetoides* (100% soporte), *S. inconspicua* (100% soporte), y por último *S. areolata* y *S. occidua* (100% soporte).

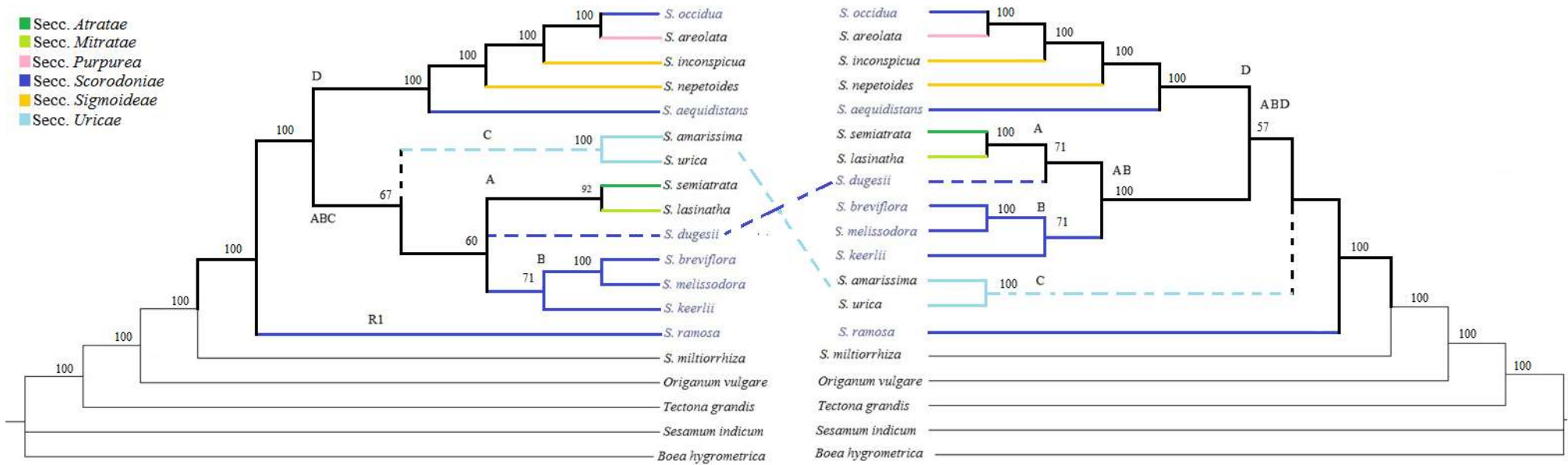


Figura 22: Árbol de consenso estricto, con base en todos los genes, para la matriz de datos completa (19 spp.), encontrado con análisis de máxima parsimonia (a la izquierda) y análisis bayesiano (a la derecha). El valor de soporte bootstrap o probabilidad posterior >50% se encuentran en cada rama. Las líneas punteadas indican cambios en la topología.

El alineamiento de la matriz de datos completa (19 spp.) con todos los espaciadores del genoma de cloroplasto fue de 50,322 pb. Se obtuvieron 6,629 sitios variables no parsimoniosamente informativos y 3,369 (6.69%) sitios parsimoniosamente informativos, con el mejor árbol de longitud 12,250 (Fig. 23) con índice de consistencia de 0.91 (IC) e índice de retención de 0.84 (IR). El grupo externo se ubica en la parte basal con *Boea hygrometrica*, seguido de *Sesamum indicum*, *Tectona grandis* y *Origanum vulgare*, todos estos clados con soportes de 100% de bootstrap. Enseguida con soporte de 100% se encuentra *Salvia miltiorrhiza*, como hermana del grupo interno. El clado monofilético formado por el grupo interno con un soporte de 100% se divide a su vez en 2 clados (AB y CD) y una rama (R1) con *S. ramosa*, especie basal del grupo interno. En el clado AB se observa la mayoría de especies de la secc. *Scorodoniae* en una politomía con soporte del 100%. Donde se encuentran *S. dugesii*, *S. keerlii* y relaciones definidas entre *S. lasiantha* y *S. semiatrata* (subclado A 98% de soporte) y *S. breviflora* con *S. melissodora*, (subclado B 96% de soporte). El clado CD está formado por los subclados C y D, con soporte bootstrap de 95%. El subclado C (100% soporte) con la secc. *Uricae* y sus dos especies *S. amarissima* y *S. urica*. Finalmente, en el subclado D (95% soporte), se encuentra en su parte basal a *S. aequidistans*, seguida de *S. nepetoides* (100% soporte), posteriormente se encuentra *S. inconspicua* (65% soporte), y por último *S. areolata* y *S. occidua* (94% soporte).

Para la misma matriz de datos completa (19 spp.), con todos los espaciadores del genoma de cloroplasto. El análisis inferencia Bayesiana (Fig. 23) mostro que el grupo externo (*Boea hygrometrica*) se ubica en la parte basal con *Sesamum indicum*, seguida por *Tectona grandis* y *Origanum vulgare*, todos estos clados con soporte de probabilidad posterior de 100%. Enseguida con soporte de 100% se encuentra *Salvia miltiorrhiza*, como hermana del grupo interno. El clado monofilético formado por el grupo interno con un soporte de 100% se divide a su vez en 2 clados (AB y CD) y una rama (R1) con *S. ramosa*, especie basal del grupo interno. En el clado AB se observa la mayoría de especies de la secc. *Scorodoniae* en una politomía con soporte del 100%. Donde se encuentran *S. dugesii*, *S. keerlii* y relaciones definidas entre *S. lasiantha* y *S. semiatrata* (subclado A 98% de soporte) y *S. breviflora* con *S. melissodora*, (subclado B 96% de soporte). El clado CD está

formado por los subclados C y D, con soporte de 95%. El subclado **C** (100% soporte) con la secc. *Uricae* y sus dos especies *S. amarissima* y *S. urica*. Finalmente, en el subclado D (100% soporte), se encuentra en su parte basal a *S. aequidistans*, seguida de *S. nepetoides* (100% soporte), posteriormente se encuentra *S. inconspicua* (100% soporte), y por último *S. areolata* y *S. occidua* (100% soporte).

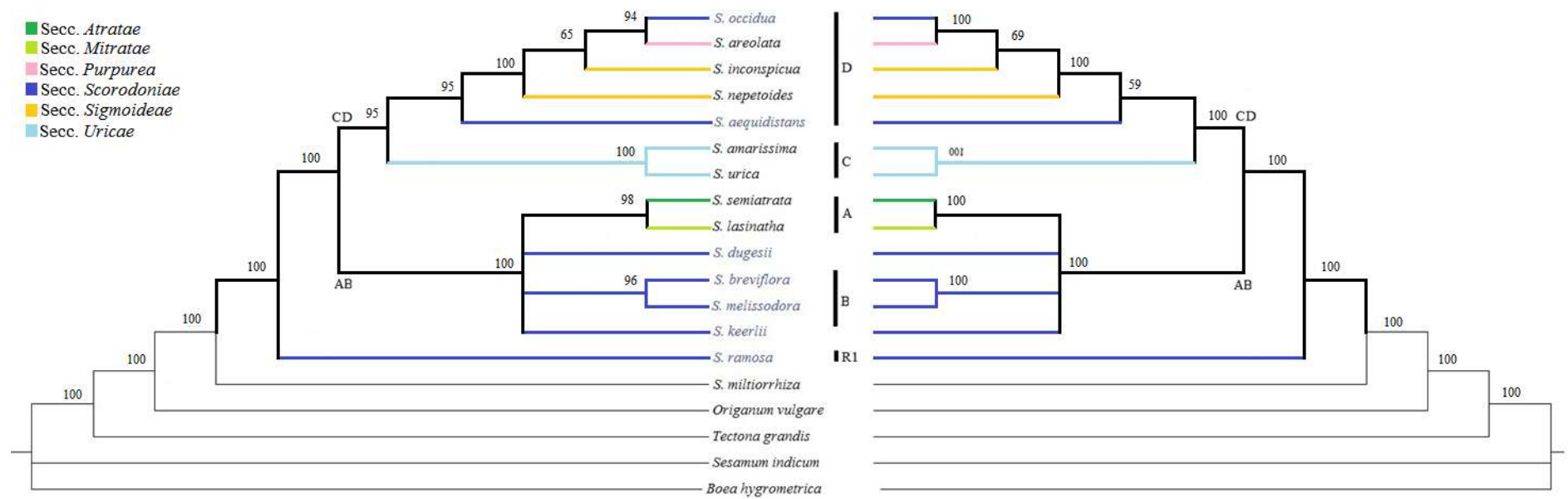


Figura 23: Árbol de consenso estricto, con base en todos los espaciadores, para la matriz de datos completa (19 spp.), encontrado con análisis de máxima parsimonia (a la izquierda) y análisis bayesiano (a la derecha). El valor de soporte bootstrap o probabilidad posterior mayor a 50% se encuentra en cada rama.

El alineamiento de la matriz de datos completa (19 spp.), para las regiones seleccionadas (ocho genes y ocho espaciadores) (Cuadro 15) fue de 18,311 pb. Se obtuvieron 2,881 sitios variables no parsimoniosamente informativos y 1,698 (9.2%) sitios parsimoniosamente informativos, con 18 árboles de longitud de 5,925 se generó el árbol de consenso estricto (Fig. 24) con índice de consistencia de 0.88 (IC) e índice de retención de 0.79 (IR). El grupo externo se ubica en la parte basal con *Boea hygrometrica*, seguido de *Sesamum indicum*, *Tectona grandis* y *Origanum vulgare*, todos estos clados con soportes de 100 %. Enseguida con soporte de 100% se encuentra *Salvia miltiorrhiza*, como hermana del grupo interno. El clado monofilético formado por el grupo interno con un soporte de 100% está formado por una gran politomía, únicamente se define una rama (R1) con *S. ramosa* como especie basal. En la politomía se encuentran el subclado C con soporte de 96%, incluyendo a *S. dugesii* en la parte basal de este subclado, seguido de las especies de la secc. *Uricae*; *S. amarissima* y *S. urica* (100% soporte).

Para la misma matriz de datos completa (19 spp.), con las regiones seleccionadas (ocho genes y ocho espaciadores) (Cuadro 15). El análisis de inferencia Bayesiana (Fig.24) mostro que el grupo externo (*Boea hygrometrica*) se ubica en la parte basal con, *Sesamum indicum* seguida de *Tectona grandis* y *Origanum vulgare*, todos estos clados con soportes de probabilidad posterior de 100%. Enseguida con soporte de 100% se encuentra *Salvia miltiorrhiza*, como hermana del grupo interno. El clado monofilético formado por el grupo interno con un soporte de 100% se divide a su vez en 2 clados (ABC y D) y una rama (R1) con *S. ramosa*, especie basal del grupo interno. En el clado ABC se observa una tricotomía con soporte del 100%. Donde se encuentran el subclado A formado por *S. lasiantha* y *S. semiatrata* (52% soporte). El subclado B formando una politomía entre *S. keerlii*, *S. breviflora* y *S. melissodora* (84%), y el subclado C (100% soporte) con *S. amarissima* y *S. urica* de la secc. *Uricae* y en la parte basal a *S. dugesii*. Finalmente, en el subclado D (100% soporte), se encuentra en su parte basal a *S. aequidistans*, seguida de *S. inconspicua* (100%), posteriormente *S. areolata* (100% soporte), posteriormente se encuentra a *S. occidua* (100% soporte) y por último *S. nepetoides* (100% soporte).

El alineamiento de la matriz de datos completa (19 spp.) con el genoma de cloroplasto completo fue de 161,766 pb. En el análisis de máxima parsimonia con PAUP se obtuvieron 12,960 sitios variables no parsimoniosamente informativos y 7,359 (4.54%) sitios parsimoniosamente informativos, con los dos mejores árboles de longitud 24,583 se obtuvo el árbol de consenso estricto (Fig. 25) con índice de consistencia de 0.91 (IC) e índice de retención de 0.86 (IR). El grupo externo se ubica en la parte basal con *Boea hygrometrica*, seguido de *Sesamum indicum*, *Tectona grandis* y *Origanum vulgare*, todos estos clados con soportes de 100%. Enseguida, con soporte de 100% se encuentra *Salvia miltiorrhiza*, como hermana del grupo interno. El clado monofilético formado por el grupo interno con soporte de 100% se divide a su vez en 2 clados y una rama (R1) con *S. ramosa*, especie basal del grupo interno. En el clado AB se observa una tricotomía con una rama (R2) de *S. dugesii* y los subclados A y B, también con soporte del 100%. En el subclado A se encuentran *S. lasiantha* y *S. semiatrata* (100% soporte); en el subclado B se encuentra la mayoría de especies de la secc. *Scorodoniae*, con soporte de 77%, incluyendo a *S. keerlii* en la parte basal de este subclado, seguido de las especies hermanas *S. breviflora* y *S. melissodora* (100% soporte). El clado CD incluye los subclados C y D, con soporte de 91%, el subclado C (100% soporte) con la secc. *Uricae* y sus dos especies *S. amarissima* y *S. urica*. Finalmente, en el subclado D (100% soporte), se encuentra en su parte basal a *S. aequidistans*, seguida de *S. nepetoides* (100% soporte), posteriormente se encuentra *S. inconspicua* (95% soporte) y por último *S. areolata* y *S. occidua* (100% soporte).

Para la matriz de datos completa (19 spp.) con el genoma de cloroplasto completo. Los análisis de máxima verosimilitud e inferencia Bayesiana mostraron la misma topología, variando únicamente en el porcentaje de soporte (Fig. 25). El modelo evolutivo seleccionado para el análisis de máxima verosimilitud fue TVM+I+G (transversión más proporción de sitios inválidos y distribución gamma) con un valor - Ln = 370,846.93. En la topología de los tres análisis el grupo externo incluye en la parte basal a *Boea hygrometrica*, seguido por *Sesamum indicum*, *Tectona grandis* y *Origanum vulgare* (con soportes de 100% en MV+Modelo; 100% en MV; 100% en IB). Enseguida se encuentra *Salvia miltiorrhiza* como especie hermana del grupo interno (100% en MV+Modelo; 100% en MV; 100% en IB). El clado monofilético formado por el grupo interno con un soporte de

100% en MV+Modelo; 100% en MV; 100% en IB, se divide en 2 clados y una rama (R1) formada por *S. ramosa*, siendo esta especie basal del grupo interno. En el clado AB, se observan los subclados A y B. En el subclado A se encuentran en su parte basal *S. dugesii* (59 en MV+Modelo; 61% en MV; 100% en IB) y las especies hermanas *S. lasiantha* y *S. semiatrata* (100 en MV+Modelo; 100% en MV; 100% en IB); en el subclado B, se encuentra la mayoría de las especies de la secc. *Scorodoniae* (58 en MV+Modelo; 54% en MV; 100% en IB), con *S. keerlii* en la parte basal de este subclado, seguido de las especies hermanas *S. breviflora* y *S. melissodora* (100 en MV+Modelo; 100% en MV; 100% en IB). El segundo clado (CD) está formado por los subclados C y D (100 en MV+Modelo; 100% en MV; 100% en IB). En el subclado C se observan las dos especies (*S. amarissima* y *S. urica*) de la secc. *Uricae* (100% en MV+Modelo; 100% en MV; 100% en IB); Finalmente el subclado D (100% en MV+Modelo; 96% en MV; 100% en IB), en la parte basal a *S. aequidistans* (100% en MV+Modelo; 100% en MV; 100% en IB), seguida de *S. nepetoides* (100% en MV+Modelo; 100% en MV; 100% en IB), *S. inconspicua* (100% en MV+Modelo; 96% en MV; 100% en IB), y por último *S. areolata* y *S. occidua* (100% en MV+Modelo; 100% en MV; 100% en IB).

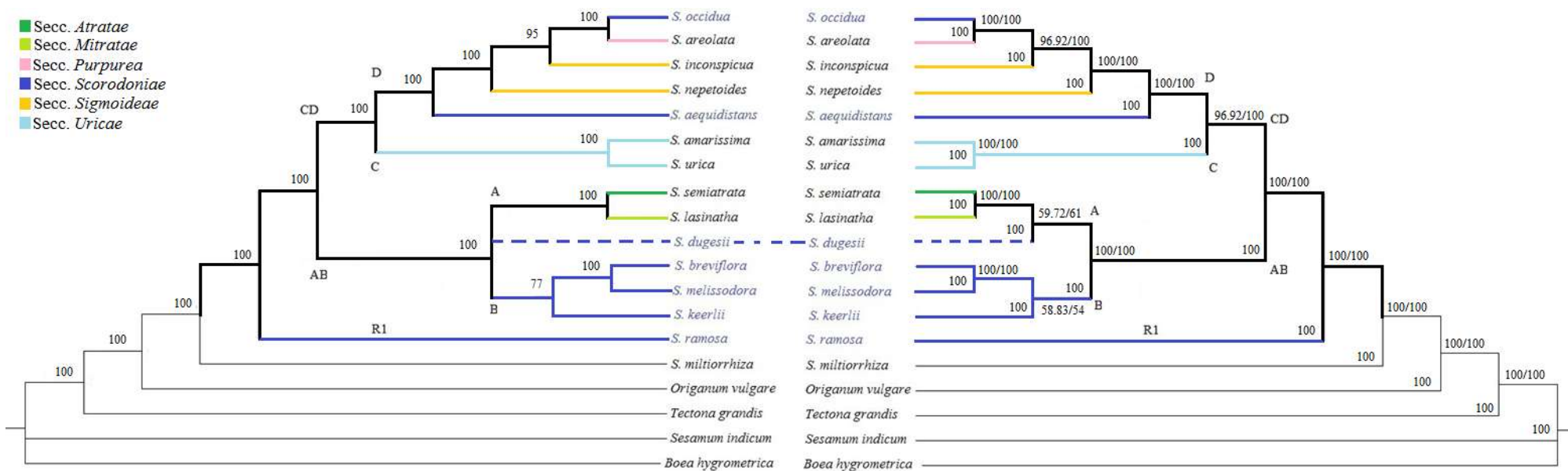


Figura 25: Árbol de consenso estricto, con base en el genoma de cloroplasto y la matriz de datos completa (19 spp.), encontrada con análisis de máxima parsimonia (a la izquierda), valor de soporte bootstrap mayor a 50% se encuentra en cada rama y de máxima verosimilitud e inferencia bayesiana (con la misma topología, a la derecha). El valor de soporte bootstrap mayor a 50% para los análisis de máxima verosimilitud se encuentra por encima de las ramas, separados por diagonal (con/sin modelo evolutivo) y en la parte interna del nodo el soporte de probabilidad posterior para el análisis bayesiano. Las líneas punteadas indican cambios en la topología.

El alineamiento de la matriz del grupo interno (14 spp.) con el genoma de cloroplasto completo fue de 151,748 pb. En el análisis de máxima parsimonia con PAUP se obtuvieron 2,029 sitios variables no parsimoniosamente informativos y 472 (0.31%) sitios parsimoniosamente informativos, con el mejor árbol de longitud 2,7333 (Fig. 26) con índice de consistencia de 0.93 (IC) e índice de retención de 0.82 (IR). El grupo externo se ubica, en el subclado A, *S. lasiantha* y *S. semiatrata* con 100% de soporte bootstrap. En seguida, con soporte de 100 % se tiene el clado EBCD, el subclado E incluye a *S. keerlii* y *S. dugesii* con soporte bajo (57% soporte). Enseguida se encuentra el clado BCD con soporte de 61%, el subclado B con *S. breviflora* y *S. melissodora* (100% soporte). El clado CD con soporte bootstrap de 100%; los subclados C y D; el subclado C con soporte de 60%, incluye a *S. ramosa* en la parte basal, seguido de las especies hermanas *S. amarissima* y *S. urica* de la secc. *Uricae* (100% soporte), el subclado D (95% soporte) presenta en su base *S. aequidistans*, seguida de *S. nepetoides* (100% soporte), *S. inconspicua* (94% soporte) y por último *S. areolata* y *S. occidua* (100% soporte).

Para la matriz de datos del grupo interno (14 spp.) con el genoma de cloroplasto completo. El análisis de inferencia bayesiana (Fig. 26), mostro que el grupo externo (*S. lasiantha*) se ubica en el subclado A con *S. semiatrata* (100% con soporte de probabilidad posterior). En seguida, con soporte de 100% se tiene el clado EBCD, en su base el subclado E con *S. keerlii* y *S. dugesii* con soporte bajo (57%). Posteriormente se encuentra el clado BCD con soporte de 61%, el subclado D se encuentra *S. breviflora* y *S. melissodora* (100% soporte). El clado CD con soporte de 100%, incluye una tricotomía, formada con los subclados C, D y una rama con *S. ramosa*, el subclado C con soporte de 100%, con *S. amarissima* y *S. urica* de la secc. *Uricae* (100%), el subclado D (100% soporte), presenta en su base a *S. aequidistans*, seguida de *S. nepetoides* (100% soporte), *S. inconspicua* (100% soporte), y por último *S. areolata* y *S. occidua* (100% soporte).

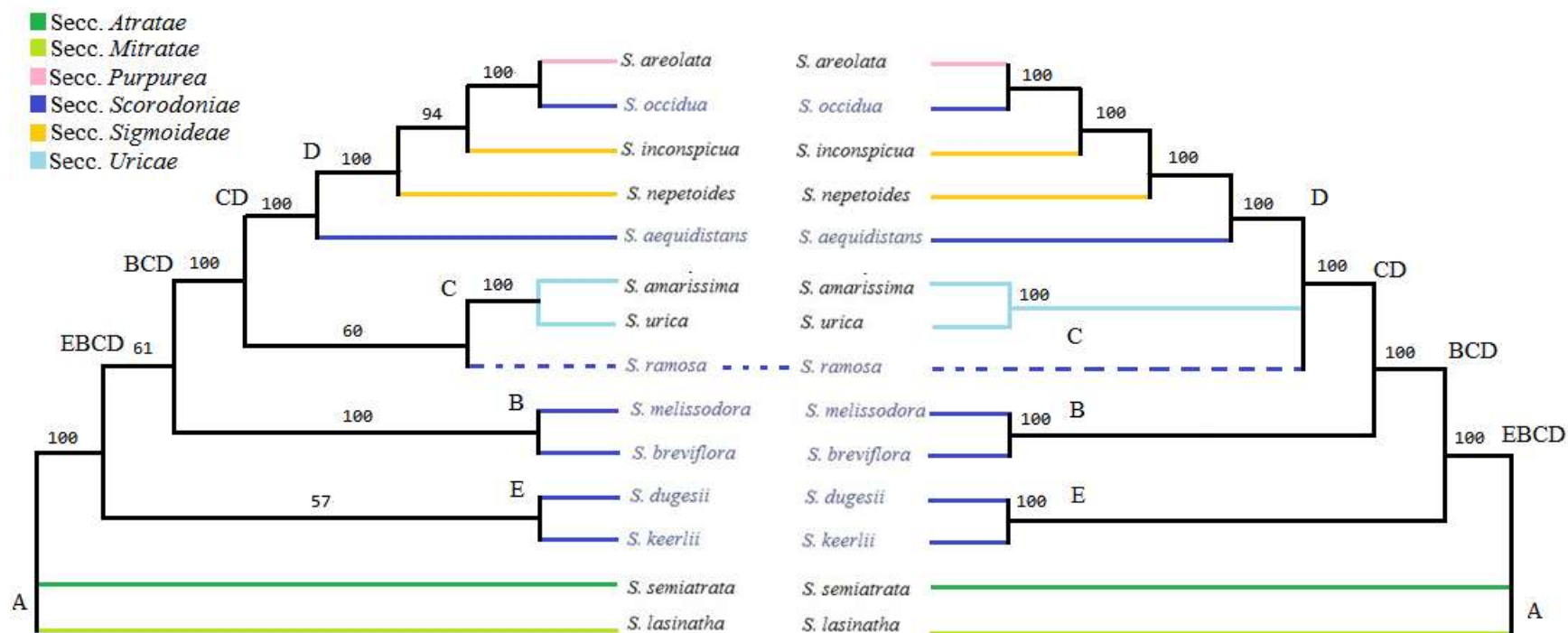


Figura 26. Árbol de consenso estricto, con base en el genoma de cloroplasto completo y la matriz de datos del grupo interno (14 spp.), encontrados con el análisis de máxima parsimonia (a la izquierda) e inferencia bayesiana (a la derecha). El valor de soporte bootstrap o probabilidad posterior >50% se encuentra en cada rama. Las líneas punteadas indican cambios en la topología.

Para la matriz de datos del grupo interno (14 spp.) con las regiones seleccionadas (ocho genes y ocho espaciadores) (Cuadro 15). El análisis de inferencia Bayesiana (Fig. 27) mostro que el grupo externo (*S. lasiantha*) se ubica en el subclado A con *S. semiatrata* (100 % de soporte de probabilidad posterior). En seguida, con soporte de 93% se tiene el clado BCD, formado por una tricotomía entre los subclados B, C y D. En el subclado B, con soporte de 100%, incluye *S. keerlii* en la parte basal, seguido de las especies hermanas *S. breviflora* y *S. melissodora* (100%). En el subclado C (100 de soporte), presenta en su base *S. dugesii*, seguida de las especies hermanas *S. amarissima* y *S. urica* de la secc. *Urica* (100% soporte). El subclado D (100% soporte), presenta en su base a *S. ramosa*, seguida de *S. aequidistans* (100 % soporte), *S. nepetoides* (100 % soporte), *S. inconspicua* (100 % soporte), *S. areolata* (93 % soporte), y por último *S. occidua* (100% soporte).

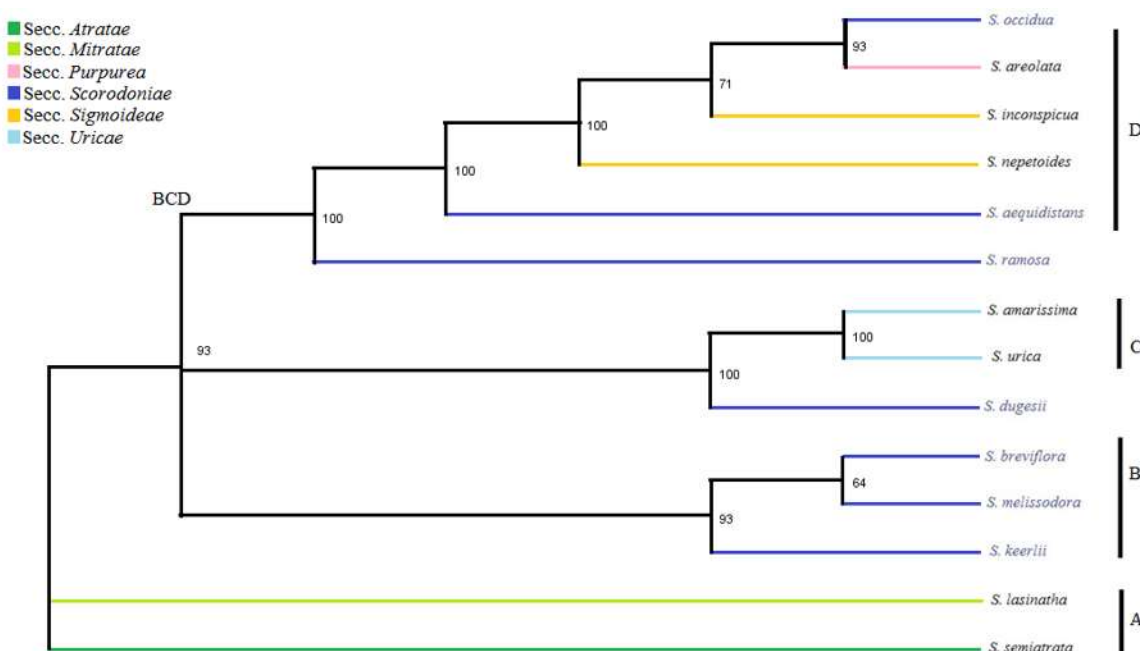


Figura 27. Árbol de consenso estricto, con las regiones seleccionadas (ocho genes y ocho espaciadores) y matriz de datos del grupo interno (14 spp.), encontrado con el análisis bayesiano. El valor de soporte bootstrap >50% se encuentra en cada rama.

De los dieciséis análisis bayesianos para los ocho genes y ocho espaciadores de mayor PSS y Pi (Cuadro 15), en la matriz reducida al grupo interno (14 spp.); los genes *trnM*, *psbI* y el espaciador *rps8-rpl14* presentan politomías por los que no se muestran.

Para los ocho genes con mayor PSI y Pi, la región *rpl22* muestra una politomía entre las especies: *S. breviflora*, *S. dugesii*, *S. lasiantha*, *S. keerlii*, *S. melissodora*, *S. semiatrata*; el subclado C formado con las especies hermanas *S. amarissima* y *S. urica* de la secc. *Uricae* con 99% de soporte, y el subclado D en politomía con soporte de 98%, conformado por *S. aequidistans*, *S. areolata*, *S. inconspicua*, *S. nepetoides* y *S. ramosa* (Fig. 28A).

El gen *ycf1* muestra el clado A con *S. lasiantha* y *S. semiatrata* con soporte de 67% y el clado BCD, formado por una politomía con soporte de 67%, entre los subclados B, C y D, además de dos especies sueltas; *S. breviflora* y *S. ramosa*. En el subclado B, se encuentra *S. keerlii* y *S. melissodora* (100% soporte). En el subclado C con *S. dugesii* en la parte basal, seguido de las especies hermanas *S. amarissima* y *S. urica* de la secc. *Uricae* (100% soporte). Finalmente, en el subclado D (100% soporte), se encuentra en su parte basal a *S. aequidistans*, seguida por *S. nepetoides* (100 % soporte), posteriormente se encuentra *S. inconspicua* (100 % soporte) y por último *S. areolata* y *S. occidua* (100% soporte) (Fig. 28B).

La región *rps16* muestra una politomía entre las especies: *S. breviflora*, *S. dugesii*, *S. lasiantha*, *S. keerlii*, *S. melissodora*, *S. semiatrata*; y el clado CD con soporte de 98%, el subclado C con las especies hermanas *S. amarissima* y *S. urica* de la secc. *Uricae* (100% soporte) y el subclado D con soporte de 96%. *Salvia aequidistans* y *S. inconspicua* sueltas, y en un subclado con 52% de soporte aparece *S. nepetoides* en la parte externa, y unidos con un soporte de 70% *S. areolata* con *S. occidua* (Fig. 28C).

El gen *matK* muestra una politomía entre las especies: *S. breviflora*, *S. dugesii*, *S. lasiantha*, *S. keerlii*, *S. melissodora*, *S. semiatrata*; y el clado CD con soporte de 98%, el subclado C con las especies hermanas *S. amarissima* y *S. urica* de la secc. *Uricae* (100% soporte) y el subclado D con soporte de 96%. *Salvia aequidistans* y *S. inconspicua* sueltas, y en un subclado con 52% de soporte aparece *S. nepetoides* en la parte externa, y unidos con un soporte de 70% *S. areolata* con *S. occidua* (Fig. 28D).

La región *ndhF* muestra una politomía entre las especies: *S. breviflora*, *S. dugesii*, *S. lasiantha*, *S. keerlii*, *S. melissodora*, *S. semiatrata*; y tres subclados y el resto de las especies sueltas. En el subclado G se encuentra *S. breviflora* y *S. aequidistans* (77% soporte). En el subclado C con *S. amarissima* y *S. urica* de la secc. *Uricae* (100% soporte). Finalmente, en el subclado D (100% soporte), se encuentra en su parte basal en politomía con *S. nepetoides*, *S. inconspicua*, *S. areolata* y *S. occidua* (100% soporte) (Fig. 28E).

La región *rps3* se encuentra una politomía entre las especies *S. breviflora*, *S. dugesii*, *S. lasiantha*, *S. keerlii*, *S. melissodora*, *S. semiatrata* y el clado CD con soporte de 99%, el subclado C con las especies hermanas *S. amarissima* y *S. urica* de la secc. *Uricae* y el subclado D (99% soporte) con *Salvia aequidistans* y *S. inconspicua* sueltas, y en un subclado con 100% de soporte aparece *S. nepetoides* en la parte externa, y unidos con un soporte de 71% *S. areolata* con *S. occidua* (Fig. 28F).

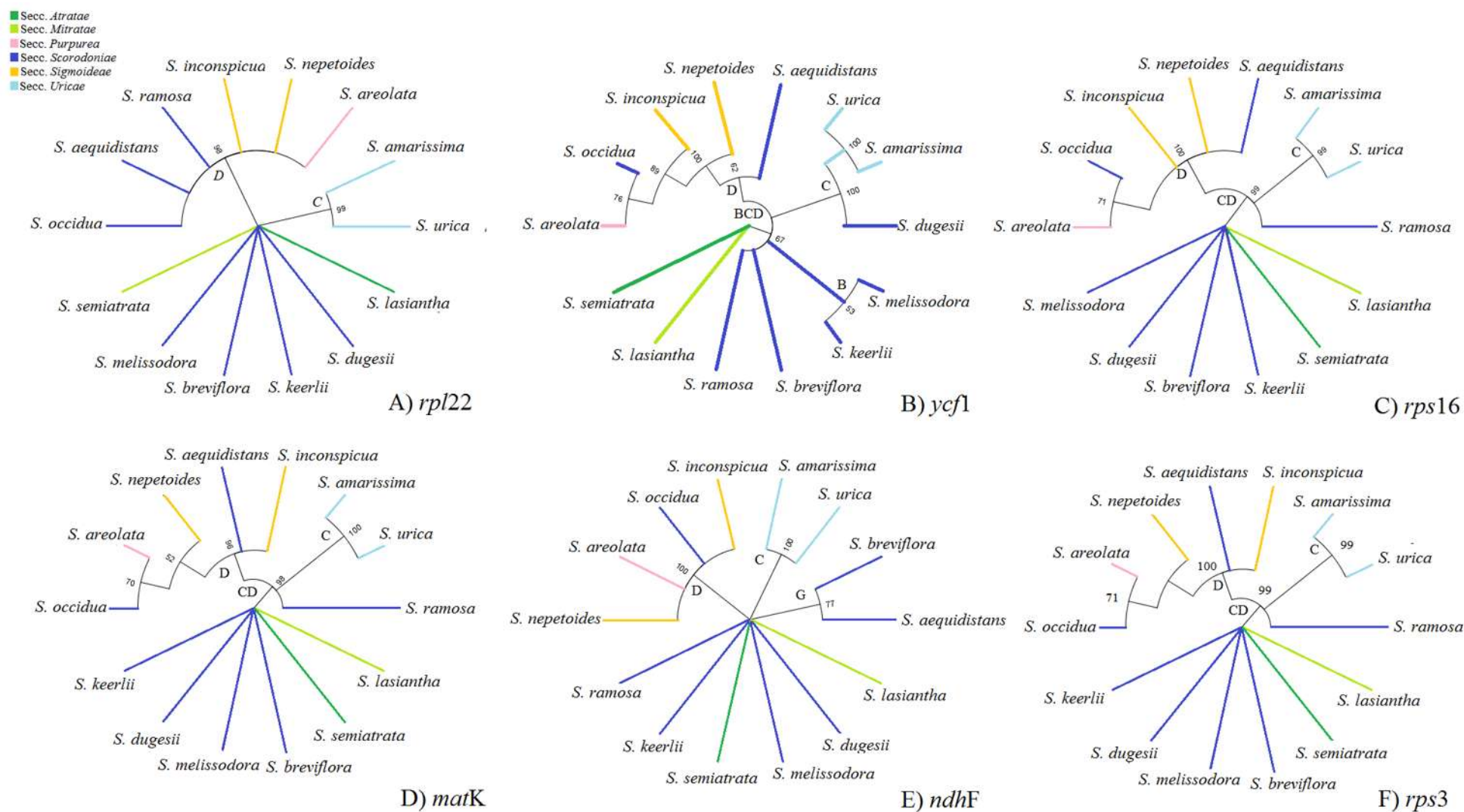


Figura 28. Árboles de consenso estricto con análisis bayesiano y grupo interno (14 spp.), para cada uno de los ocho genes que mostraron mayor PSS y Pi. El valor de soporte de probabilidad posterior > 50% se encuentra en cada rama: A) *rpl22*; B) *ycf1*; C) *rps16*; D) *matK*; E) *ndhF*; y F) *rps3*.

El espaciador *trnK-rps16* muestra una politomía entre las especies: *S. aequidistans*, *S. areolata*, *S. breviflora*, *S. dugesii*, *S. inconspicua*, *S. lasiantha*, *S. keerlii*, *S. melissodora*, *S. nepetoides*, *S. occidua*, *S. ramosa*, *S. semiatrata*; y el subclado C con las especies hermanas *S. amarissima* y *S. urica* de la secc. *Uricae* (100% soporte) (Fig. 29A).

El espaciador *rpl32-trnL* muestra una politomía entre las especies: *S. aequidistans*, *S. breviflora*, *S. dugesii*, *S. lasiantha*, *S. keerlii*, *S. melissodora*, *S. semiatrata* y *S. urica*; el subclado H con soporte de 100%, con las especies hermanas *S. amarissima* y *S. ramosa* de la secc. *Uricae*; y el subclado D (86% soporte) con *Salvia occidua* en la parte basal y un subclado con 53% de soporte donde aparece *S. areolata* en la parte basal, y unidos con un soporte de 52% *S. inconspicua* y *S. nepetoides* (Fig. 29B).

El espaciador *rps16-trnQ* muestra una politomía entre las especies: *S. aequidistans*, *S. breviflora*, *S. dugesii*, *S. lasiantha*, *S. keerlii*, *S. melissodora*, *S. nepetoides*, *S. occidua*, *S. semiatrata*; el subclado I con soporte de 81%, con las especies *S. ramosa* y *S. areolata*, Además del subclado C con *S. amarissima* y *S. urica* de la secc. *Uricae* y como especie hermana a este subclado *S. inconspicua* con 96% de soporte (Fig. 29C).

El espaciador *rps4-trnT* muestra una politomía entre las especies: *S. breviflora*, *S. dugesii*, *S. lasiantha*, *S. keerlii*, *S. melissodora*, *S. ramosa*, *S. semiatrata*; el clado CD con soporte de 94%, se encuentran en politomía a *S. aequidistans*, *S. areolata*, *S. inconspicua*, *S. nepetoides* y *S. occidua*; y el subclado C con las especies hermanas *S. amarissima* y *S. urica* de la secc. *Uricae* (96% soporte) (Fig. 29D).

El espaciador *ndhf-rpl32* muestra el subclado A con *S. lasiantha* y *S. semiatrata* y el clado BCD con soporte de 95%, formado con una politomía entre los subclados B, C, D y una especie suelta; *S. melissodora* con soporte de 95%; el subclado B, se encuentra con soporte de 51 % en la parte basal a *S. dugesii* y con 84% de soporte a *S. keerlii* y *S. breviflora*; en el clado CD una politomía formada por *S. ramosa*, *S. nepetoides*, *S. areolata*, *S. urica*, *S. amarissima*, *S. aequidistans*; y el subclado J (77% soporte) con *S. inconspicua* y *S. occidua* (Fig. 29E).

El espaciador *rps15-ycf1* muestra una politomía entre las especies: *S. aequidistans*, *S. breviflora*, *S. dugesii*, *S. lasiantha*, *S. keerlii*, *S. melissodora*, *S. occidua*, *S. ramosa*, *S. semiatrata*; el subclado D con soporte de 69%, con las especies hermanas *S. areolata*, *S. nepetoides* y *S. inconspicua*; y el subclado C con las especies hermanas *S. amarissima* y *S. urica* de la secc. *Uricae* (73 % soporte) (Fig. 29F).

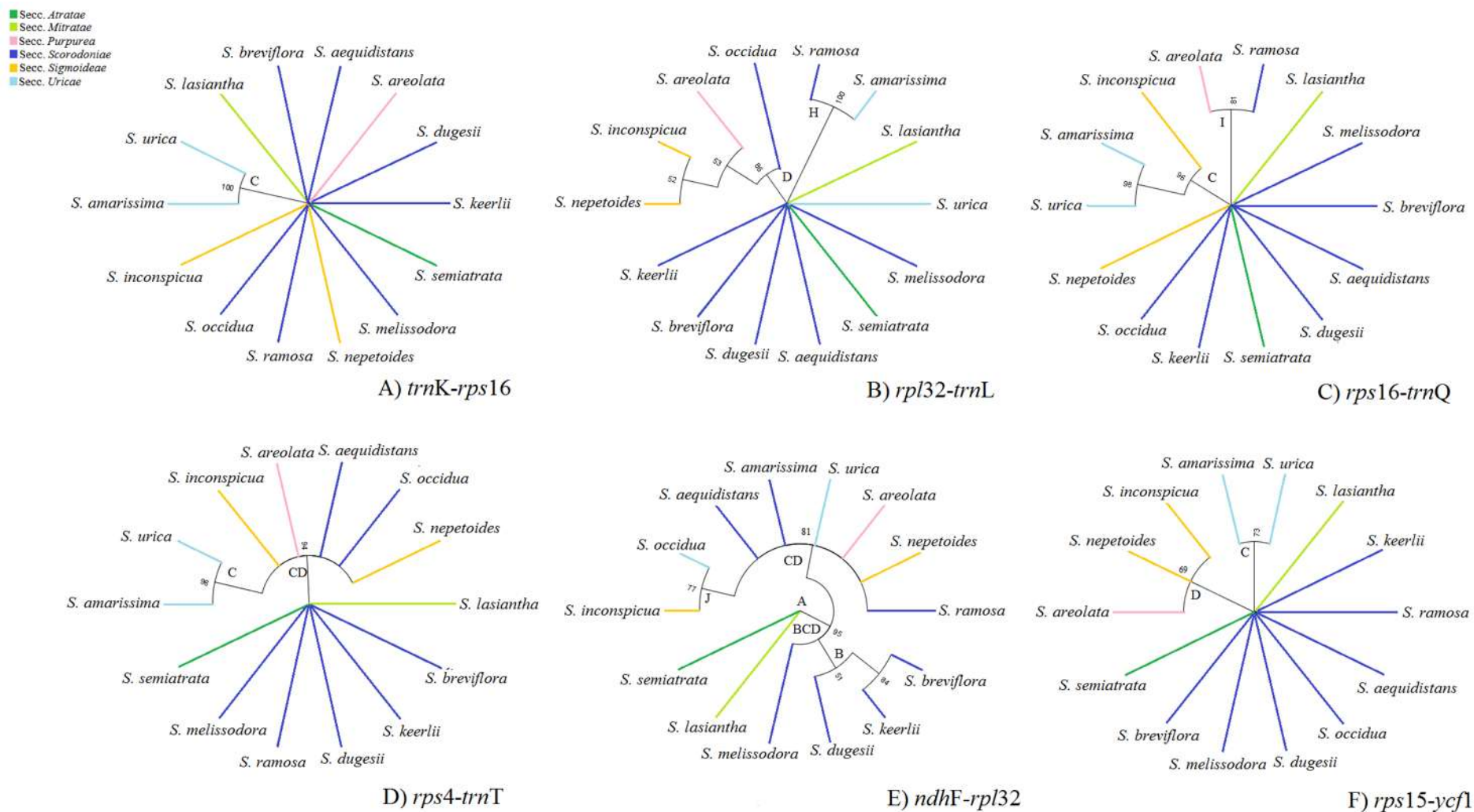


Figura 29. Árboles de consenso estricto, con análisis bayesiano y grupo interno (14 spp.), para cada uno de los ocho espaciadores que mostraron mayor PSS y Pi. El valor de soporte de probabilidad posterior >50% se encuentra en cada rama: A) *trnK-rps16*; B) *rpl32-trnL*; C) *rps16-trnQ*; D) *rps4-trnT*; E) *ndhF-rpl32*; y F) *rps15-ycf1*.

2.4 Discusión

Los catorce genomas de cloroplasto reconstruidos (secc. *Scorodoniae* y especies afines) presentan los mismos genes (114 genes) y el mismo orden que *Salvia miltiorrhiza* (Qian *et al.*, 2013). En la mayoría de los genomas evaluados, se han detectado de 110 a 130 genes, 30 de ARNt y 4 de ARNr (Yan *et al.*, 2015). En cuanto a la longitud del genoma se ubica dentro del rango observado para las angiospermas, entre 120,000 y 160,000 pb (Yang *et al.*, 2010). Aunque ligeramente más cortos que el de *Boea hygrometrica*, *Origanum vulgare*, *Salvia miltiorrhiza*, *Sesamum indicum* y *Tectona grandis* especies de Lamiales incluidas como grupo externo que van de 151,328 pb a 153,953 pb (Cuadro 1). Acercándose con longitud similar a la de *S. miltiorrhiza* (151,328 pb) (Qian *et al.*, 2013), el genoma más pequeño del grupo interno de 141,460 pb se observa en *S. breviflora* y el más largo de 150,352 pb en *S. semiatrata* (Cuadro 4).

Las diferencias en longitud del cloroplasto entre las especies evaluadas y la de *S. miltiorrhiza* (Cuadro 4), se pueden atribuir a su distancia filogenética. Siendo *S. miltiorrhiza* una especie asiática lejana filogenéticamente de las especies mexicanas (Will y Claßen-Bockhoff, 2017). Adicionalmente, la variación en la longitud del genoma, entre especies del mismo género se han observado también en *Veronica persica* Poir., con 150,198 pb y *Veronica nakaiana* Ohwi con 152,319 pb (Choi *et al.*, 2016), una diferencia de 2000pb.

El orden y la constitución de los genes, también es el mismo que los encontrados en los genomas de cloroplasto de otras Lamiales; *Origanum vulgare* (Lukas y Novak, 2013), *Salvia miltiorrhiza* (Qian *et al.*, 2013), *Sesamum indicum* (Yi y Kim, 2012) y *Tectona grandis* (Thongthawee *et al.*, sin publicar), e incluso con las especies utilizadas como grupo externo de las familias Gesneriaceae (*Boea hygrometrica* - Zhang *et al.*, 2012) y Pedaliaceae (*Sesamum indicum* - Yi y Kim, 2012). La única incongruencia observada se encuentra en *S. nepetoides* en donde no se obtuvo el gen *psbI* (Fig. 3). Aunque no se logró la amplificación del gen *psbI* en *S. nepetoides*, no existe evidencia de pérdida de genes en el grupo, como ha sido documentado en otros linajes de angiosperma (Blazier *et al.*, 2011;

Jansen *et al.*, 2007), donde ocasionalmente la pérdida de genes va acompañada del movimiento de genes, como ha sido señalado con el gen *accD* (Lee *et al.*, 2007), o en especies parásitas, donde la pérdida es masiva (Wicke *et al.*, 2013). Por ahora, la pérdida del gen *psbI* en *S. nepetoides* se atribuye a que no se amplificó, o el fragmento amplificado fue de mala calidad por lo que se eliminó en la edición con el programa Cutadapt (Martin, 2011). La posibilidad de que *psbI* no se amplificara se debería al diseño de las sondas, ya que el Enriquecimiento Dirigido se enfocó en genes nucleares de transcriptomas, no en cloroplasto. Sin embargo, es necesario amplificar el *psbI* y secuenciarlo con la técnica de Sanger (Sanger *et al.*, 1977) para confirmar o refutar la pérdida del mismo en *S. nepetoides*.

De las cuatro regiones que forman el genoma de cloroplasto, la longitud de las regiones invertidas repetidas (IR) presentan variación de 40 pb, la IR más corta es de 48,160 pb y la máxima de 48,200 pb, siendo muy similares en cuanto a longitud comparado con las regiones largas (LSC), que presentan una diferencia de 6,100 pb (mínimo de 75,860 pb y máximo de 81,960 pb) y para las copias pequeñas (SSC) se presenta una diferencia de 7,960 pb (mínimo 12,290 pb y máximo 20,250 pb) (Cuadro 6 y 7). En un estudio, con tres especies de la familia Veronicaceae Cassel; dos de las cuales pertenecen al mismo género, Choi y colaboradores (2016) mostraron evidencia de menor variación en la longitud de las regiones IR (292 pb) y SSC (382 pb), que el aquí encontrado. Esto se puede deber a la evolución más lenta de IR comparada con las regiones simples (Curtis y Clegg, 1984), siendo por lo tanto más conservadas (Yan *et al.*, 2015), lo cual también se ha observado en otras angiospermas (Weng *et al.*, 2016). Otra evidencia de que la región IR es de evolución más lenta que las LSC y SSC se observa en los bajos valores de diversidad nucleotídica (Π) (Fig. 7, 8, 9 y 10) y porcentaje de sitios polimórficos (PSP) (Fig. 14, 15, 16 y 17); al igual que *Veronica nakaiana*, *Veronica pérsica* y *Veronicastrum sibiricum* donde se observa el mismo patrón diferencial entre IR y SC con los valores Π (Choi *et al.*, 2016).

Los resultados evidencian que los genes tienen menor porcentaje de sitios polimórficos (PSP) que los espaciadores (Cuadro 7, Fig. 11). Esto se debe a que las regiones no codificantes experimentan nula o limitada presión de selección, por lo que tienen una mayor tasa de evolución que los genes (Taberlet *et al.*, 1991; Kelchner, 2000), son sorpresivamente más variables que los genes, potencializando su uso en reconstrucciones filogenética (Yan *et al.*, 2015), como se ha observado en las últimas dos décadas.

El muestreo tiene un efecto directo en los valores PSP y Pi, que disminuyen cuando se analiza la matriz que incluye al grupo externo (19 spp.), comparada con la matriz del grupo interno (14 spp.), dado que la primera incluye especies filogenéticamente distantes. Por ejemplo, en el espaciador *trnL-ycf15* de la región invertida repetida A (IRA), en donde los valores PSP alcanzan 92.1% de PSP en la muestra completa (19 spp.), pero al excluir el grupo externo (14 spp.) el valor se reduce a 0%. Evaluando las secuencias se observa que en este espaciador las especies del grupo externo *Sesamum indicum* (Pedaliaceae) y *Boea hygrometrica* (Gesneriaceae) contienen un fragmento de nucleótidos único de 103 pb; *Tectona grandis* (Lamiaceae) tiene una delección de 361 pb. El efecto del muestreo taxonómico también se observa en los genes, donde por ejemplo, el gen *ycf1* (corto) localizado en la región SSC, disminuye su PSP de 42.1% a 3.1% cuando se elimina el grupo externo y el gen *rpl22* ubicado en la región LSC, disminuye su PSP de 33.1% a 3.4%.

De los genes más polimórficos encontrados se coincide con 3 de los genes sugeridos por Qian y colaboradores (2013) y Álvarez y Wendel (2003) para realizar reconstrucciones filogenéticas en angiospermas, *ycf1* (largo), *matK* y *rpl22*. El gen *matK* es el más utilizado principalmente para estudios filogenéticos a nivel géneros y especies (Devi y Chrungoo, 2016; Uchoi *et al.*, 2016; Srikulnath *et al.*, 2015; Patil *et al.*, 2015; Zhang y Li 2004), estudios de diversidad genética (Roy, 2015; Ozdilek *et al.*, 2012; Gülsoy, 2011; Ohsako y Ohnishi, 2001), o código de barras (Combik y Mirek, 2015; Saarela *et al.*, 2013; Sheng *et al.*, 2010), estudios poblacionales para reconocer individuos (Enan *et al.*, 2012), determinar el origen materno de un híbrido (Khew y Chia, 2011), o para identificar correctamente los

derivados de drogas en especies de importancia médica (Mizukami *et al.*, 2000; Zhu *et al.*, 2007).

El segundo gen más utilizado es el *ndhF*, para reconstrucción filogenética de distintos géneros (Kazemi *et al.*, 2009; Adhikari *et al.*, 2015; Wen *et al.*, 2008), tribus (Conn *et al.*, 2009; Watson *et al.*, 2000) ordenes (Zhang *et al.*, 2003) y código de barras para plantas de importancia medicinal (Ryuk *et al.*, 2013). El tercer gen más utilizado es el *rps16*, para estudios de reconstrucción filogenias en distintos niveles taxonómicos, desde familia (Downie *et al.*, 2000), subfamilia (Cerro-Tlatilpa *et al.*, 2011), tribus (Morton, 2009; Persson, 2000; Mouly *et al.*, 2009; Pansarin *et al.*, 2008), subtribu (Lee y Hymowitz, 2001) y género (Li *et al.*, 2010; Xiao y Zhu, 2007; Gong *et al.*, 2009; Dkhar *et al.*, 2011); también para código de barras (Martirosyan *et al.*, 2009). Por último, el gen *ycf1* (largo) que recientemente se ha utilizado en filogenias a nivel de género (Drew y Sytsma, 2011) y como código de barras (Handy *et al.*, 2011), aunque se desconoce su función.

En cuanto a los espaciadores más polimórficos, algunos sugeridos por Qian y colaboradores (2013) son: *ndhD-ccsA*, *ndhI-ndhG*, *psbI-trnS* y *trnH-psbA*. Sin embargo, ninguno de ellos se encuentra entre las regiones con mayor diversidad nucleotídica en las especies aquí evaluadas (Cuadro15). Entre los genes propuestos por Shaw y colaboradores (2005; 2007), se coincide con *ndhF-rpl32* y *rpl32-trnL* que aquí presentan P_i de 0.01128 y 0.01074 respectivamente. Schroeder y colaboradores (2011), proponen en el caso del género *Populus* (Orden Malpighiales, familia Salicaceae) los espaciadores *trnH-psbA*, *psbK-psbI*, *trnG-psbK*, *ndhE-ndhG*, y *rbcL-accD*. Mientras que para Hu y colaboradores (2016) en el género *Orychophragmus* (Orden Brassicales, familia Brassicaceae), los nueve espaciadores más polimórficos fueron *trnH-psbA*, *atpI-rps2*, *trnM-atpE*, *atpB-rbcL*, *ndhC-trnV*, *accD-psaI*, *petB-petD*, *rpl23-trnL* y *ndhE-ndhG*. Ninguno de los espaciadores sugeridos por Schroeder y colaboradores (2011) ni Hu y colaboradores (2016) se encuentra entre los ocho más polimórficos de este trabajo. Por último, Choi y colaboradores (2016) sugiere siete espaciadores al estudiar tres especies cercanamente emparentadas de *Veronica* de los cuales en este estudio se coincide en tres *rpl32-trnL*, *trnT-trnL* y *rps15-ycf1*.

De todos los análisis filogenéticos realizados, el de las regiones nucleotídicamente más diversas (ocho genes y ocho espaciadores) resultó ser el análisis con mayor deficiencia en la reconstrucción filogenética. El análisis de máxima parsimonia se observa una gran politomía, manteniendo únicamente la relación del subclado C (*S. dugesii* (*S. amarissima* y *S. urica*)) con buen soporte (96 %). El análisis de máxima verosimilitud, sin embargo, se reduce la politomía, con los subclados A (*S. lasiantha* y *S. semiatrata*); B (*S. breviflora*, *S. keerlii* y *S. melissodora*); C (*S. dugesii* (*S. amarissima* y *S. urica*)) y D (*S. aequidistans* (*S. inconspicua* (*S. areolata* (*S. nepetoides* y *S. occidua*)) (Fig. 24). Comparando estas reconstrucciones con las del genoma de cloroplasto completo (Fig. 25), se observa como algunas especies se localizan dentro de los mismos subclados B, C y D, aunque al interior las relaciones entre las especies son distintas.

En las dieciséis reconstrucciones con análisis bayesiano para los ocho genes y ocho espaciadores con mayor Pi y PSP, sobresalen las obtenidas con los genes *ycf1*, *rps3* y *rps16*, además de los espaciadores *ndhF-rpl32* y *rpl32-trnL*; donde existen agrupaciones de subclados encontrados con el análisis del genoma completo (Fig. 25), que se habían perdido en los análisis concatenados de la selección de regiones (Fig. 24). También se muestran algunas novedades contrastantes con la reconstrucción del genoma completo, como los subclados G (*S. breviflora* y *S. aequidistans*) en el gen *ndhF* (Fig. 28E); H (*S. amarissima* y *S. ramosa*) con el espaciador *rpl32-trnL* (Fig. 29B) y el subclado I (*S. areolata* y *S. ramosa*) en el espaciador *rps16-trnQ* (25.1C). Estas agrupaciones deberán ser analizadas cuidadosamente con mayor muestreo taxonómico para descartar homoplasia.

La selección de genes y espaciadores demuestra la dificultad para encontrar regiones variables que ayuden a obtener reconstrucciones filogenéticas robustas a nivel de especies (Escudero *et al.*, 2014). Aún con el muestreo taxonómico reducido de este estudio, se observa que la tasa de mutación es muy baja en este genoma, pues si comparamos tres de nuestros espaciadores seleccionados con los valores de diversidad nucleotídica (Pi) y el número total de mutaciones (Eta) utilizados para tres especies de *Veronica* (*Veroniceae*), vemos que son mucho mayores que en nuestro análisis; para el espaciador *rpl32-trnL* aquí

se reporta un Pi de 0.01074 y Eta de 11, en cambio en *Veroniceae* obtienen Pi de 0.12925 y Eta de 146. Para el espaciador *trnT-trnL* se obtuvo un Pi de 0.00509 y Eta de 5, mientras que en *Veroniceae* un Pi de 0.12676 y Eta de 111. Por último, para el espaciador *rps15-ycf1* el Pi aquí reportado es de 0.01099 y Eta de 2, mientras que para *Veroniceae* su Pi fue 0.13296 y Eta de 73. Estas contrastantes diferencias en diversidad nucleotídica y número total de mutaciones para los espaciadores es muy baja en nuestro grupo de estudio.

En la evaluación filogenética sin raíz, es decir eliminando de las matrices las cinco especies distantes del grupo externo (*Boea hygrometrica*, *Origanum vulgare*, *Salvia miltiorrhiza*, *Sesamum indicum* y *Tectona grandis*), se comprueba que el grupo externo aquí incluido está ejerciendo atracción de ramas largas. Siendo *S. ramosa* la especie afectada, en el análisis de 19 taxa *S. ramosa* se ubica cercana el grupo externo, hermana al clado BCD (Fig. 26). En el análisis máxima parsimonia *S. ramosa* aparece hermana al subclado C (*S. amarissima* y *S. urica*); en el análisis bayesiano está dentro de la politomía formada en el clado CD (Fig. 26). Por último, en la matriz de datos de las regiones seleccionadas (ocho genes y ocho espaciadores), el muestreo completo con el análisis bayesiano se muestra a *S. ramosa* basal en el subclado D (*S. ramosa* (*S. aequidistans* (*S. nepetoides* (*S. inconspicua* (*S. areolata* y *S. occidua*) (Fig. 27). Las relaciones de estas especies se deben confirmar incluyendo otras especies del grupo, que pueden estar más cercanamente relacionadas con *S. ramosa* haciendo su agrupación menos susceptible de ser atraída por el grupo externo.

En cuanto a los cladogramas encontradas con la matriz de datos de todo el genoma de cloroplasto, para el muestreo completo (19 spp.) analizado por distintos métodos de inferencia se obtuvieron las mismas agrupaciones, confirmando la veracidad de los datos (Fig. 25). Solo se observan dos diferencias de agrupación; *S. dugesii* en una politomía en el análisis de máxima parsimonia (clado AB), mientras que con los análisis bayesiano y de máxima verosimilitud se localiza hermana del subclado A. También el subclado C se relaciona con clados distintos, como hermano al clado AB con la matriz de datos de los genes (Fig. 22), mientras que en los demás análisis es hermano del subclado D.

Los resultados de los análisis filogenéticos con máxima parsimonia, inferencia bayesiana y el de verosimilitud en las distintas matrices de datos (genes, figura 22; espaciadores, figura 23; regiones seleccionadas figura 24; y genoma completo, figura 25) revelan muy pocas diferencias. En la Rama 1, se encuentra *S. ramosa* (secc. *Scorodoniae*) siempre como la especie más externa y con soportes del 100%. Mientras, que en Jenks y colaboradores (2013) se localiza hermana de *S. lasiantha*: (*S. melissodora* (*S. lasiantha* - *S. ramosa*)) con soporte < 50% bootstrap en parsimonia y 0.94 en verosimilitud (*S. melissodora* (*S. lasiantha* - *S. ramosa*)) (Fig. 30). Estas cuatro especies fueron evaluadas en este trabajo, aunque en ninguna reconstrucción filogenética se observa la relación de Jenks y colaboradores (2013).

Los subclados A y B se encuentran como hermanos en todos los análisis formando el clado AB, con soportes de 100% (baja a 60% en la matriz de datos de genes). En este clado las relaciones no concuerdan con los resultados de Jenks y colaboradores (2013). En ellos *S. keerlii* se ubica con *S. semiatrata*. Por otro lado, *S. melissodora* con *S. lasiantha* y *S. ramosa* (Fig. 30). Sin embargo, en este estudio el subclado A (*S. lasiantha* y *S. semiatrata*) y subclado B (*S. keerlii*, *S. melissodora*, *S. breviflora*)).

El subclado A se conforma de *S. lasiantha* (*Mitratae*) y *S. semiatrata* (*Atratae*) con soporte de 98 a 100%, en todos los análisis. En Jenks y colaboradores. (2013) *S. lasiantha* se agrupa con *S. ramosa* y *S. semiatrata* con *S. keerlii* (< 50% bootstrap en parsimonia y 0.72 en verosimilitud) (Fig. 30). En los análisis de máxima verosimilitud y bayesiano, se incorpora *S. dugesii* (soporte de 60 a 100%) de la secc. *Scorodoniae*; esta especie no fue evaluada por Jenks y colaboradores (2013).

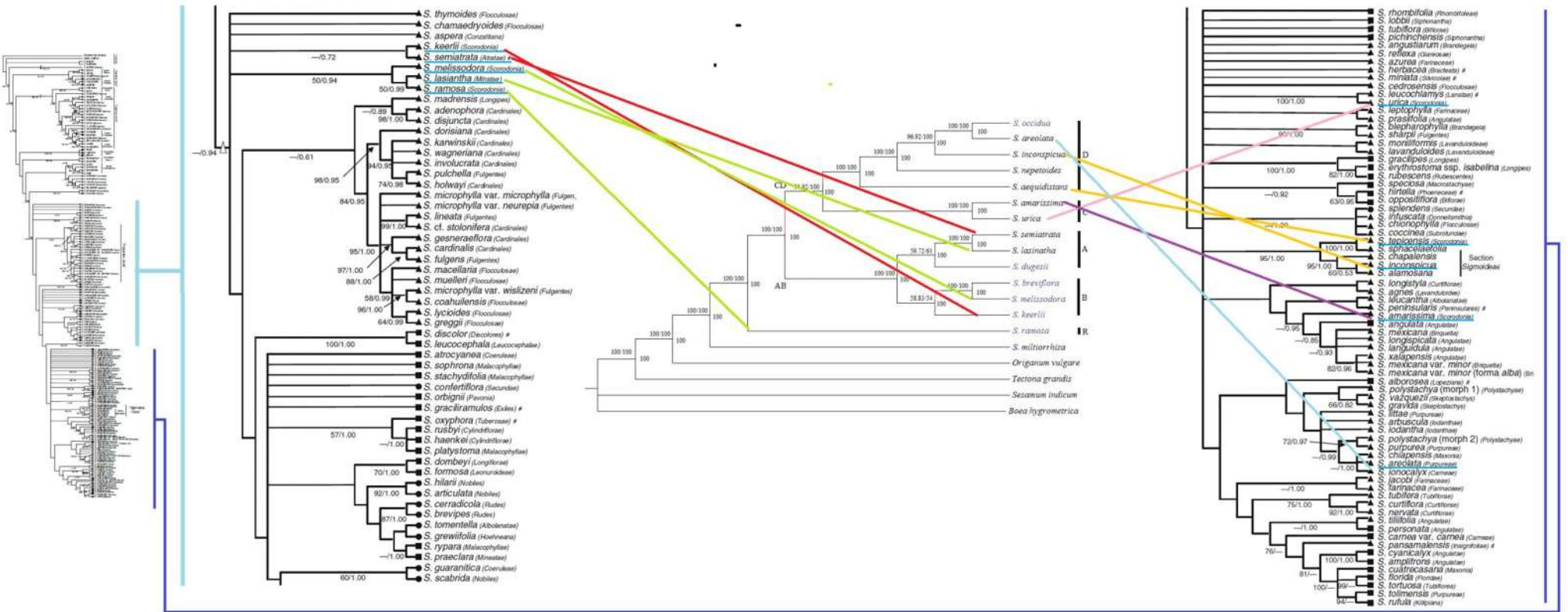


Figura 30: Ubicación de las especies de este estudio en la filogenia propuesta por Jenks y colaboradores (2013).

En el subclado B se destaca la agrupación de tres especies de la secc. *Scorodoniae* (*S. keerlii* (*S. breviflora* - *S. melissodora*)); en todos los análisis con excepción del análisis de todos los genes (Fig. 22), donde *S. keerlii* está en una politomía. En el estudio realizado por Jenks y colaboradores (2013), *S. keerlii* se relaciona con *S. semiatrata*. Por otro lado, *S. melissodora* se ubica en el clado (*S. melissodora* (*S. lasiantha* - *S. ramosa*)) (Fig. 30), mientras que *S. melissodora* se ubica en el clado (*S. melissodora* (*S. lasiantha* - *S. ramosa*)) (Fig. 30), finalmente, *S. breviflora* que no fue incluida en el estudio de Jenks y colaboradores (2013).

El subclado C está constituido por *S. amarissima* y *S. urica* como especies hermanas, ambas pertenecientes a la secc. *Uricae*, en todas las matrices analizadas se obtuvo esta misma relación, con soportes siempre del 100%. Por lo que se revela como sección monofilética con evidencia del genoma completo del cloroplasto; sin embargo Jenks y colaboradores (2013), mantienen que la secc. *Uricae* no es monofilética porque *S. amarissima* se agrupa en sus análisis con especies de la secc. *Angulatae* (<50% bootstrap en parsimonia y 0.95 verosimilitud) y *S. urica* con *S. leucochlamys* (secc. *Lanatae*) (100% - 1.0) (Fig. 30). La clasificación de las especies de *Uricae* ha generado controversia también con base en su morfología; Epling (1941) disuelve la secc. *Uricae* que había creado hacía solo dos años (1939) y a sus especies las incluye en la secc. *Scorodoniae*, esta postura la mantienen también Jenks y colaboradores (2013). Por otro lado, Turner (2009) considera secc. *Uricae* que deben mantenerse como una sección independiente de *Scorodoniae* apoyando la primera propuesta de Epling (1939).

El subclado D se forma de *S. aequidistans* (*S. nepetoides* (*S. inconspicua* (*S. occidua* - *S. areolata*)) con soportes superiores al 90%. De este subclado las especies evaluadas por Jenks y colaboradores (2013) fueron *S. aequidistans* (sinónimo de *S. tepicensis* secc. *Scorodoniae*) y *S. inconspicua* (secc. *Sigmoideae*); en dicho estudio, se ubica a *S. aequidistans* con *S. sphacelaefolia* secc. *Rudes* (especie no muestreada en este estudio); éstas a su vez se encuentran agrupadas con *S. chapalensis*, *S. alamosana* y *S. inconspicua* (secc. *Sigmoideae*) (Fig. 30). Llama la atención que como en el caso de Jenks y colaboradores (2013) *S. aequidistans* se relacione con especies clasificadas en *Sigmoideae*, en este estudio con *S. nepetoides* (no evaluada por Jenks y colaboradores (2013)) y *S.*

inconspicua (Fig. 30). Las especies encontradas en este clado ajenas a *Sigmoideae*, son *S. aequidistans* y *S. occidua* de la secc. *Scorodoniae*; Jenks y colaboradores (2013) también reportan a *S. aequidistans* como hermana de la secc. *Sigmoideae*. En cuanto a *S. areolata* (secc. *Purpurea*) en Jenks y colaboradores (2013) se ubica como hermana de *S. chiapensis* (secc. *Purpureae*) y *S. ionocalyx* (secc. *Carneae*) (<50%, 1.0) en un clado con otras especies de la secc. *Polystachyae* (con soporte de 72% y 0.97) (Fig. 30), estas no fueron evaluadas en el presente trabajo.

Los cladogramas obtenidos por los tres métodos de reconstrucción presentan altos valores de soporte y plantean relaciones entre especies contrastantes con las propuestas mostradas por Jenks y colaboradores (2013), quienes utilizaron además de cloroplasto (*trnL-trnF*) evidencia nuclear (ITS y ETS). Esta investigación se basa en la reconstrucción del ADN de cloroplasto, organelo con tasas de evolución más bajas que el núcleo, por carecer de recombinación (Stephens *et al.*, 2015). En los estudios de *Salvia* y para *Salvia* subg. *Calosphace* 2156pb y 29.7% de caracteres parsimoniosamente informativos (Jenks *et al.*, 2013). En este trabajo, para la matriz de datos de los genes con 112,282pb se obtuvo 36% de caracteres parsimoniosamente informativos, en los espaciadores de los 50,322pb, 6.7%, en la matriz de datos de las regiones seleccionadas (ocho genes y ocho espaciadores), con 18,311 pb y 9.2% sitios informativos, y en el análisis total de los 161,766pb solo el 4.54% fueron parsimoniosamente informativos. Stephens y colaboradores (2015) estudiando especies de *Sarracenia* obtuvieron para el cloroplasto completo 0.5% caracteres parsimoniosamente informativos, atribuyendo la baja diversidad a la radiación reciente del grupo de 0.5 a 3 millones de años, que no ha dado el tiempo para que se modifique la constitución de bases del cloroplasto. Will y Claßen-Bockhoff (2017) plantean que la radiación del subg. *Calosphace* fue durante el Mioceno entre 15 y 18 millones de años; de manera que también es un grupo de radiación reciente, si bien menos que *Sarracenia*, a lo que se atribuye el bajo polimorfismo observado.

Un tema recurrente de los estudios recientes en el subg. *Calosphace* es si las secciones *sensu* Epling (Epling, 1939, 1940, 1941, 1944, 1947, 1951; Epling y Mathias, 1957) son o no monofiléticas (Walker, 2006; Bedolla-García, 2012; Jenks *et al.*, 2013; González-Gallegos, 2014; Fragoso-Martínez, 2014), en las propuestas filogenéticas se ha confirmado una minoría de secciones como monofiléticas; por ejemplo en el muestreo de 73 secciones de Jenks y colaboradores (2013) solo 7 resultaron monofiléticas, incrementando el muestro para las secciones *Membranaceae* (González-Gallegos, 2014), y *Lavanduloideae* (Fragoso-Martínez, 2014) se recuperan como monofiléticas, pero no así han resultado monofiléticas las secciones *Polystachyae*, *Iodanthae* y *Purpureae* (Bedolla-García, 2012). En este estudio se evaluaron seis secciones (*Atratae*, *Miltratae*, *Purpurea*, *Scorodoniae*, *Sigmoideae* y *Uricae*), aunque solo se puede comentar sobre la monofilia para tres secciones , *Scorodoniae*, *Sigmoideae* y *Uricae* por contar con más de una especie en este muestreo, de estas la única solo *Uricae* es monofilética. Cabe destacar que de estas tres secciones evaluadas, solo se ha revisado en estudios anteriores la monofilia de *Sigmoideae* y *Uricae*. En este estudio *Uricae* es monofilética, aunque con evidencia de *psbA-trnH* e ITS no se observa como monofilética (Jenks *et al.*, 2013). A *Sigmoideae*, Walker (2006) la considera monofilética, mientras que en Jenks y colaboradores (2013) no es monofilética. La monofilia de estos grupos se deberá revisar en el futuro con un muestreo exhaustivo de cada una antes de considerar cambios cambios en la circunscripción de las secciones.

Una de las posibles problemáticas que observamos en las topologías de este trabajo se puede deber al análisis concatenado, es decir el alineamiento en un “súper gen”, “súper espaciador” o “súper matriz”, donde el análisis asume las mismas tasas de evolución para todo el alineamiento haciéndolo más susceptible a proveer filogenias erróneas cuando hay conflicto en las tasas al interior de las matrices; este problema parece empeorar cuando el muestreo taxonómico es reducido (Stephens *et al.*, 2015). Adicionalmente con grupos de radiación reciente la tendencia analítica es hacia los análisis de coalescencia incluyendo varios individuos por especie (Song *et al.*, 2012), desafortunadamente en este estudio se reporta una muestra por especie, resultando imposible realizar análisis de coalescencia.

Las incongruencias observadas en comparación con Jenks y colaboradores (2013) también pueden deberse al muestreo (Pelser *et al.*, 2010; Soltis *et al.*, 2004). Como se evidencio con la matriz de datos de las regiones seleccionadas (ocho genes y ocho espaciadores), donde se observó que se obtiene clados igual al genoma completo. Sin embargo, las relaciones dentro de esos clados se modifican, cuando se utiliza la evidencia completa del genoma de cloroplasto, es decir al incrementarse los datos. Además, el grupo interno consta de 14 especies putativamente emparentadas, que carece del grupo hermano para utilizarlo como grupo externo, por lo que se debieron utilizar especies muy distantes, siendo la más cercana *Salvia miltiorrhiza*, especie asiática y otras aún más distantes. La selección del grupo externo puede generar atracción de ramas largas (Philippe *et al.*, 2011) como sucede con *S. ramosa* en estos análisis.

El reducido muestreo taxonómico imposibilita realizar conclusiones sobre la monofilia de las secciones evaluadas, provee una base para seleccionar genes y espaciadores candidato para análisis futuros preferentemente con coalescencia. El criterio utilizado en este estudio de PSP y Pi, es decir sitios variables no es equiparable con los sitios de valor filogenético, aunque funciona como indicador de áreas polimórficas que se pueden evaluar filogenéticamente, en la tabla 15 el gen *ycf1* se encuentra entre los cinco más variables, demostrando ser uno de los más polimórficos y útiles en la reconstrucción filogenética.

En este estudio se favorece el número de caracteres, mientras que el mencionado se hace con el número de taxa. Al favorecer el número de taxa se descuida el error generado por no integrar/comparar el resto patrones posibles a ser muestreado, por tal razón más genes es benéfico, reduciendo el error de incertidumbre, debido a la insuficiencia del muestreo (Martin *et al.*, 2005; Parks *et al.*, 2009). En cambio, al analizar muchos datos, aunque se elimina la eficiencia del muestreo, aún se pueden percibir señales filogenéticas erróneas o la atracción de ramas, o factores que en este estudio se descartan por ser uniparental, como el muestreo incompleto del linaje o la hibridación (Pelser *et al.*, 2010; Soltis *et al.*, 2004), o errores por el simple hecho de quitar o incluir un nuevo taxón dificultando la reconstrucción filogenética (Jansen *et al.*, 2006). Por esta razón, la reconstrucción presentada con el genoma completo es parcial hasta incluir el resto de los taxa.

2.5 Conclusiones

Se realiza por primera vez la reconstrucción del genoma de cloroplasto para catorce especies del subg. *Calosphace*, siete especies de la secc. *Scorodoniae*: 1) *S. breviflora*, 2) *S. dugesii*, 3) *S. keerlii*, 4) *S. aequidistans*, 5) *S. melissodora*, 6) *S. occidua* y 7) *S. ramosa*. Además se incluye siete especies afines 1) *S. semiatrata* (secc. *Atratae*), 2) *S. lasiantha* (secc. *Mitratae*), 3) *S. areolata* (secc. *Purpurea*), 4) *S. inconspicua*, 5) *S. nepetoides* (secc. *Sigmoideae*), 6) *S. amarissima* y 7) *S. urica* (secc. *Uricae*). Los catorce genomas presentan un tamaño típico de angiospermas (141,460 a 150,352 pb), observándose los mismos genes y el mismo orden que otras especies del orden Lamiales. Los valores más bajos PSP y Pi recaen siempre en las regiones repetidas (IRA e IRB), mientras los más altos en la región SSC y LSC.

En los genes existe menor variación que en los espaciadores. Sin embargo, el conjunto de todos los genes muestra ser igualmente eficiente que el conjunto de todos los espaciadores para la reconstrucción filogenética. Se demuestra que la utilización de toda la información del genoma del cloroplasto resuelve las relaciones filogenéticas a bajo nivel taxonómico, reduciendo el problema de politomías, aunque por el muestreo incompleto de taxones algunas relaciones deberán ser reevaluadas. La selección de genes y espaciadores polimórficos con base en PSP y Pi, es eficaz para detectar regiones útiles para la reconstrucción filogenética, destacando los genes *ycf1*, *matK*, *rps16* y *rps3*; y los espaciadores *ndhf-rpl32* y *rpl32-trnL*, como potenciales para ser utilizadas en estudios futuros dentro de secc. *Scorodoniae* y especies afines. Adicionalmente, se destacan otras regiones, entre los genes más polimórficos que podrán ser evaluados a nivel de especie o inferior, para estudios de diversidad genética, código de barras para identificación de especies (CBOL - The Consortium for the Barcode of Life), estudios de diversidad genética y filogeografía, p.e., los genes *rpl22*, *ndhF* y *psbI* y los espaciadores *trnK-rps16*, *rps16-trnQ*, *rps15-ycf1*, *rps4-trnT*, *rps8-rpl14* y *trnT-trnL*. En estos estudios con utilidad potencial se destacan regiones de microsatélites (SSRs - secuencias repetidas simples), por ser los más numerosos, en cada uno de los di a hexa-nucleótidos, el di-nucleótido AT dentro de los cuatro encontrados; AAT de los ocho tri-nucleótidos; AAAT de entre los

cinco tetra-nucleótidos; AATCT de los cuatro penta-nucleótidos y AGATAT siendo el único hexa-nucleótido encontrado.

Conclusiones generales.

En este estudio se presenta la revisión taxonómica de la secc. *Scorodoniae sensu* Epling 1939, en la que se reconocen 16 especies arbustivas, con cuerpo vegetativo e inflorescencia cubiertos por tricomas simples, glandular-capitados o dendríticos; lámina foliar deltoide, ovada a ovado-lanceolada o lanceolada-elíptica, con el haz bullado-rugoso; inflorescencias en racimo o panícula, espiciformes, corola azul a morada o blanca, rara vez amarilla, rojiza, rosa o guinda, simpétala y bilabiada, 6-23 mm de largo o; tubo ventricoso. Se reconocen como especies a *S. dugesii* y *S. gonzalezii* que habían sido tratadas como sinónimos de *S. melissodora* y *S. pannosa* respectivamente. Además de que se incorpora a esta sección a *Salvia fruticulosa*, originalmente ubicada en la secc. *Tomentellae*.

En la parte molecular se reconstruyeron siete genomas de cloroplasto para la secc. *Scorodoniae* (*S. breviflora*, *S. dugesii*, *S. aequidistans*, *S. melissodora*, *S. keerlii*, *S. occidua*, y *S. ramosa*) y otras siete especies emparentadas de las secciones *Atratae* (*S. semiatrata*), *Mitratae* (*S. lasiantha*), *Purpurea* (*S. areolata*), *Sigmoideae* (*S. inconspicua*, *S. nepetoides*) y *Uricae* (*S. amarissima*, *S. urica*). Lo que representa los primeros catorce genomas de cloroplasto reconstruidos para el subg. *Calosphace*. Se destacan para ser utilizadas en estudios futuros, de diversidad genética, código de barras, identificación de especies (CBOL - The Consortium for the Barcode of Life) y filogeografía dentro de secc. *Scorodoniae* y especies afines, los genes *rpl22*, *matK*, *ndhF*, *psbI*, *rps3*, *rps16* e *ycf1*, además de los espaciadores *ndhf-rpl32*, *rps16-trnQ*, *rpl32-trnL*, *rps15-ycf1*, *rps4-trnT*, *rps8-rpl14*, *trnK-rps16* y *trnT-trnL*; y secuencias cortas repetidas (SSRs) que van desde di-nucleótidos a los hexa-nucleótidos, el di-nucleótido AT; AAT, AAAT, AATCT y AGATAT.

De las tres secciones que se pudo evaluar la monofilia (*Scorodoniae*, *Sigmoideae* y *Uricae*) por haber utilizado más de un representante, fue la secc. *Uricae*, la cual esta constituida en su totalidad por dos especies *S. amarissima* y *S. urica*.

Los análisis filogenéticos demuestran que el uso del genoma de cloroplasto completo dentro de la secc. *Scorodoniae* y especies putativamente emparentadas, permite establecer hipótesis de las relaciones filogenéticas con mayor resolución y soporte de las ramas, aunque es sensible al muestreo taxonómico, presentándose relaciones entre especies distintas a las de Jenks y colaboradores (2013). Aunque, esta evidencia no confirma la delimitación de *Scorodoniae* presentada en el capítulo I, es decir, los estudios moleculares comprueban que *Scorodoniae* no es monofilética; se considera que se debe mantener definida por morfología, en tanto no se cuente con una evaluación exhaustiva molecular de todas las especies.

Perspectivas futuras.

Es necesario incluir estudios con evidencia molecular del núcleo y completar el muestreo con todas las especies de la secc. *Scorodoniae*, así como incluir más especies de las secciones putativamente emparentadas. Habría que aumentar también, en la medida de lo posible el muestreo de especies del subg. *Calosphace*, con el objetivo de detectar otros clados y secciones que puedan estar relacionados. Sin perder de vista el estudio taxonómico de las secciones involucradas. Por otra parte, es importante explorar secciones como *Sigmoideae* con todos sus integrantes y sus variaciones en toda su área de distribución. Así mismo, hay que realizar estudios filogeográficos en especies de distribución amplia como *S. melissodora*, *S. keerlii* y *S. amarissima*.

Literatura citada.

Adhikari, B., R. Milne, R. T. Pennington, T. Särkinen y C. A. Pendry. 2015. Systematics and biogeography of *Berberis* s.l. inferred from nuclear ITS and chloroplast *ndhF* gene sequences. *Taxon* 64(1): 39-48.

Álvarez, I., y J. F. Wendel. 2003. Ribosomal ITS sequences and plant phylogenetic inference. *Molecular phylogenetics and evolution* 29(3): 417-434.

Bedolla-García, B. Y. 2012. Filogenia de *Salvia* secc. *Polystachyae* (Lamiaceae). Tesis de doctorado. Facultad de biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán, México. 165 pp.

Benson, D. A., M. Cavanaugh, K. Clark, I. Karsch-Mizrachi, D. J. Lipman, J. Ostell, y E. W. Sayers. 2013. GenBank. *Nucleic acids research* 41(D1): D36-D42.

Bentham, G. 1833-1836. *Labiatarum genera et species: With their general history, characters, affinities, and geographical distribution.* London, UK. 783 pp.

Bentham, G. 1876. Labiatae. In: Bentham, G. y J. Hooker (Eds.). *Genera Plantarum*. Vol. 2. W. Pamplin. London, UK. Pp. 1160-1223.

Blazier, J. C., M. M. Guisinger y R. K. Jansen. 2011. Recent loss of plastid-encoded *ndh* genes within *Erodium* (Geraniaceae). *Plant molecular biology* 76(3-5): 263-272.

Cahill, J. P. 2003. Ethnobotany of chia, *Salvia hispanica* L. (Lamiaceae). *Economic botany* 57(4): 604-618.

Cerros-Tlatilpa, R., J. T. Columbus y N. P. Barker. 2011. Phylogenetic relationships of *Aristida* and relatives (Poaceae, Aristidoideae) based on noncoding chloroplast (*trnL-F*, *rpl16*) and nuclear (ITS) DNA sequences. *American journal of botany* 98(11): 1868-1886.

Chamala, S., N. García, W. B. Godden, D. E. Soltis y P. S. Soltis. 2015. MarkerMiner 1.0: A new application for phylogenetic marker development using angiosperm transcriptomes. *Applications in plant sciences* 3(4): 1400115.

Choi, K. S., M. G. Chung, y S. Park. 2016. The complete chloroplast genome sequences of three Veroniaceae species (Plantaginaceae): comparative analysis and highly divergent regions. *Frontiers in plant science* 7: 355.

Combik, M., y Z. Mirek. 2015. Estimating the effectiveness of species identification by sequencing of two chloroplast DNA loci (*matK* and *rbcL*) in selected groups of Polish flora. *DNA Barcodes* 3(1): 17-26.

Conn, B. J., N. Streiber, E. A. Brown, M. J. Henwood y R. G. Olmstead. 2009. Infrageneric phylogeny of *Chloantheae* (Lamiaceae) based on chloroplast *ndhF* and nuclear ITS sequence data. *Australian systematic botany* 22(4): 243-256.

Curtis, S. E., y Clegg, M. T. 1984. Molecular evolution of chloroplast DNA sequences. *Molecular biology and evolution* 1(4): 291-301.

Cranston, K. A., B. Hurwitz, D. Ware, L. Stein y R. A. Wing. 2009. Species trees from highly incongruent gene trees in rice. *Systematic biology* 58(5): 489-500.

Darling, A., B. Mau, F. Blattner y N. Perna. 2004. Mauve: multiple alignment of conserved genomic sequence with rearrangements. *Genome research* 14: 1394-1403.

Depristo, M. A., E. Banks, R. Poplin, K. V. Garimella, J. R. Maguire, C. Hartl, y A. A. Philippakis, *et al.* 2011. A framework for variation discovery and genotyping using next-generation DNA sequencing data. *Nature genetics* 43: 491–498.

- Devi**, R. J., y N. K. Chrungoo. 2016. Evolutionary divergence in *Chenopodium* and validation of SNPs in chloroplast *rbcL* and *matk* genes by allele-specific PCR for development of *Chenopodium quinoa*-specific markers. *The crop journal* 5(1): 32-42.
- Dkhar**, J., S. Kumaria y P. Tandon. 2011. Molecular adaptation of the chloroplast *matK* gene in *Nymphaea tetragona*, a critically rare and endangered plant of India. *Plant genetic resources* 9(2): 193-196.
- Downie**, S. R., D. S. Katz-Downie y M. F. Watson. 2000. A phylogeny of the flowering plant family Apiaceae based on chloroplast DNA *rpl16* and *rpoC1* intron sequences: towards a suprageneric classification of subfamily Apioideae. *American journal of botany* 87(2): 273-292.
- Doyle**, J., y J. L. Doyle. 1987. Genomic plant DNA preparation from fresh tissue-CTAB method. *Phytochemical bulletin* 19(11): 11-15.
- Drew**, B. T., J. G. González-Gallegos, C. L. Xiang, R. Kriebel, C. P. Drummond, J. B. Walker y K. J. Sytsma. 2017. *Salvia* united: The greatest good for the greatest number. *Taxon* 66(1): 133-145.
- Drew**, B. T., y K. J. Sytsma. 2011. Testing the monophyly and placement of *Lepechinia* in the tribe Mentheae (Lamiaceae). *Systematic botany* 36(4): 1038-1049.
- Edwards**, CH. E., D. Lefkowitz, D. E. Soltis y P. S. Soltis. 2008. Phylogeny of *Conradina* and related Southeastern scrub mints (Lamiaceae) based on GapC Gene sequences. *International Journal of plant sciences* 169(4): 579-594.
- Efron**, B. 1979. Bootstrap methods: another look at the jackknife. *The annals of statistics* 7(1):1-26.

Eklund, A. 2011. Beeswarm: the bee swarm plot, an alternative to stripchart. R package version 0.1. 1.

El-Metwally, S., H. Tahier., M. Zakaria y H. Mohamed. 2013. Next-Generation Sequence Assembly: Four Stages of Data Processing and Computational Challenges. PLOS computational biology 9(12): e1003345.

Enan, M., M. Al-Deeb, N. Fawzy y K. Amiri. 2012. DNA barcoding of *Ricinus communis* from different geographical origin by using chloroplast *matK* and internal transcribed spacers. American journal of plant sciences 3(09): 1304.

Epling, C. C. 1939. A revision of *Salvia*, subgenus *Calosphace*. Repert. Repertorium specierum novarum regni vegetabilis 110: 1-383.

Epling, C. C. 1940. Supplementary notes on American Labiatae. The bulletin of the torrey botanical club bull 67: 509-534.

Epling, C. C. 1941. Supplementary notes on American Labiatae II. The bulletin of the torrey botanical club bull 68: 552-568.

Epling, C. C. 1944. Supplementary notes on American Labiatae III. The bulletin of the torrey botanical club bull 71: 484-497.

Epling, C. C. 1947. Supplementary notes on American Labiatae IV. The bulletin of the torrey botanical club bull 74: 512-518.

Epling, C. C. 1951. Supplementary notes on American Labiatae V. Brittonia 7: 129-142.

Epling, C. C., y M. E. Mathias. 1957. Supplementary notes on American Labiatae VI. Brittonia 8: 297-313.

Escudero, M., D. A. Eaton, M. Hahn y A. L. Hipp. 2014. Genotyping-by-sequencing as a tool to infer phylogeny and ancestral hybridization: A case study in *Carex* (Cyperaceae). *Molecular phylogenetics and evolution* 79: 359-367.

Espejo, A., y T. P. Ramamoorthy. 1993. Revisión taxonómica de *Salvia* sección *Sigmoideae* (Lamiaceae). *Acta botanica mexicana* 23: 65-102.

Fernández-Alonso, J. L. 1995. Estudios en labiatae de Colombia II. Novedades en *Salvia* sect. *Longipes* Epl. *Anales del jardín botánico de Madrid* 53(1): 41-46.

Fernández-Alonso, J. L. 2006. Revisión taxonómica de *Salvia* sección *Siphonantha* (Labiatae). *Anales del jardín botánico de Madrid* 63(2): 145-157.

Fitch, W. M. 1971. Toward defining the course of evolution: minimum change for a specified tree topology. *Systematic zoology* 20: 406-416.

Fragoso-Martínez, I. 2014. Análisis filogenético del complejo *Salvia lavanduloides* Kunth (Lamiaceae). Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México, México. 202 pp.

Fragoso-Martínez, I., G. A. Salazar, M. Martínez-Gordillo, S. Magallón, L. Sánchez-Reyes, E. M. Lemmon, A. R. Lemmon, y C. G. Mendoza. 2017. A pilot study applying the plant Anchored Hybrid Enrichment method to New World sages (*Salvia* subgenus *Calosphace*; Lamiaceae). *Molecular phylogenetics and evolution*.

Frodin, D. G. 2004. History and concepts of big plant genera. *Texas* 53 (3): 753-776.

Ge, X., H. Chen, H. Wang, A. Shi y K. Liu. 2014. De novo assembly and annotation of *Salvia splendens* transcriptome using the Illumina platform. *PloS One* 9(3): e87693.

Glenn, T. C. 2011. Field guide to next-generation DNA sequencers. *Molecular ecology resources* 11: 759-769.

Gong, X. J., G. W. Yan y T. L. Pu. 2009. Analysis of phylogeny of different ecotypes of reed (*Phragmites communis* Trin.) based on chloroplast DNA *matK/trnK* sequence and ecological environment. *Journal of Lanzhou University (Natural Sciences)* 3: 13.

González-Gallegos, J. G. 2014. Sistemática de *Salvia* sección *Membranaceae* (Lamiaceae) y diversidad de Lamiaceae en el occidente de México. Tesis de Doctorado, Universidad de Guadalajara. México. 348 pp.

Guindon, S., y O. Gascuel. 2003. A simple, fast, and accurate algorithm to estimate large phylogenies by maximum likelihood. *Systematic biology* 52(5): 696-704.

Gülsoy, A. M. 2011. The phylogenetic analysis of *Picea orientalis* populations from northeastern turkey with respect to non-coding *trn* and *matk* regions of chloroplast genome. Master's thesis. Department Middle East Technical University. Ankara. Turquia. 99 pp.

Harley, R. M., S. Atkins, A. L. Budansteve, P. D. Cantino, B. J. Conn, R. Grayer, M. M. Harley, R. De Tok, T. Krestovskaja, R. Morales, A. J. Paton, O. Rydyng y T. Upson. 2004. Flowering plants, dicotyledons. Pp. 167-275 in *The families and genera of vascular plants* Vol. 6, ed. K. Kubitzki. Berlin: Springer Verlag. Pp. 167-275.

Handy, S. M., M. B. Parks, J. R. Deeds, A. Liston, L. S. De Jager, S. Lucciolli y G. W. Diachenko. 2011. Use of the chloroplast gene *ycf1* for the genetic differentiation of pine nuts obtained from consumers experiencing dysgeusia. *Journal of agricultural and food chemistry* 59(20): 10995-11002.

Hedtke, S. M., T. M. Townsend y D. M. Hillis. 2006. Resolution of phylogenetic conflict in large data sets by increased taxon sampling. *Systematic biology* 55(3): 522-529.

Herrera-Ruiz, M., Y. García-Beltrán, S. Mora, G. Díaz-Véliz, G. S. Viana, J. Tortoriello y G. Ramírez. 2006. Antidepressant and anxiolytic effects of hydroalcoholic extract from *Salvia elegans*. Journal of ethnopharmacology 107(1): 53-58.

Heyduk, K., D. W. Trapnell, C. F. Barrett y J. Leebens-Mack. 2016. Phylogenomic analyses of species relationships in the genus *Sabal* (Arecaceae) using targeted sequence capture. Biological Journal of the Linnean society 117(1): 106-120.

Hu, J. M., M. Lavin, M. F. Woiciechowski y M. J. Sanderson. 2000. Phylogenetic of the tribe Millettieae (Leguminosae) based on chloroplast *trnK/matK* sequences and its implications for evolutionary patterns in Papilionoideae. American journal of botany 87(3): 418-430.

Hu, H., Q. Hu, I. A. Al-Shehbaz, X. Luo, T. Zeng, X. Guo y J. Liu. 2016. Species delimitation and interspecific relationships of the genus *Orychophragmus* (Brassicaceae) inferred from whole chloroplast genomes. Frontiers in plant science 7: 1 - 10.

Huelsensbeck, J. P., F. Ronquist, R. Nielsen y J. P. Bollback. 2001. Bayesian inference of phylogeny and its impact on evolutionary biology. Science 294(5550): 2310-2314.

Jansen, R. K., y J. D. Palmer. 1987. A chloroplast DNA inversion marks an ancient evolutionary split in the sunflower family (Asteraceae). Proceedings of the national academy of sciences 84(16): 5818-5822.

Jansen, R. K., C. Kaittanis, C. Saski, S. B. Lee, J. Tomkins, A. J. Alverson, y H. Daniell. 2006. Phylogenetic analyses of *Vitis* (Vitaceae) based on complete chloroplast genome sequences: effects of taxon sampling and phylogenetic methods on resolving relationships among rosids. BMC Evolutionary biology 6(1): 32.

Jansen, R. K., Z. Cai, L. A. Raubeson, H. Daniell, C. W. Depamphilis, J. Leebens-Mack, K. F. Muller, M. Guisinger-Bellian, R. C. Haberle, A. K. Hansen, T. W. Chumley, S. B.

Lee, R. Peery, J. R. McNeal, J. V. Kuehl y J. L. Boore. 2007. Analysis of 81 genes from 64 plastid genomes resolves relationships in angiosperms and identifies genome-scale evolutionary patterns. *Proceedings of the national academy of sciences of the United States of America* 104: 19369-19374.

Jenks, A. A., J. B. Walker y S.CH. Kim. 2013. Phylogeny of New World *Salvia* subgenus *Calosphace* (Lamiaceae) based on cpDNA (*psbA-trnH*) and nrDNA (ITS) sequence data. *Journal of plant research* 126: 483-496.

Jenks, A. A., y S. C. Kim. 2013. Medicinal plant complexes of *Salvia* subgenus *Calosphace*: An ethnobotanical study of new world sages. *Journal of ethnopharmacology*, 146(1): 214-224.

Katoh, K., y D. M. Standley. 2013. MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability. *Molecular biology and evolution* 30: 772-780.

Kazemi, M., O. S. Kazempour, M. A. Asghar y P. E. Rastegar. 2009. Molecular phylogeny of selected Old World *Astragalus* (Fabaceae): incongruence among chloroplast *trnL-F*, *ndhF* and nuclear ribosomal DNA ITS sequences. *Nordic journal of botany* 27(5): 425-36.

Kearse, M., R. Moir, A. Wilson, S. Stones-Havas, M. Cheung, S. Sturrock, S. Buxton, A. Cooper, S. Markowitz, Ch. Duran, T. Thierer, B. Ashton, P. Meintjes y A. Drummond. 2012. Geneious Basic: An integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. *Bioinformatics* 28(12): 1647-1649.

Kelchner, S. A., 2000. The evolution of non-coding chloroplast DNA and its application in plant systematics. *Annals of the Missouri botanical garden* 87: 482-498.

Khew, G. S. W., y T. F. Chia. 2011. Parentage determination of *Vanda* Miss Joaquim (Orchidaceae) through two chloroplast genes *rbcL* and *matK*. *AoB plants: plr*018.

Kim, K. M., J. H. Park, D. Bhattacharya y H. S. Yoom. 2014. Applications of next-generation sequencing to unravelling the evolutionary history of algae. *International journal of systematic and evolutionary microbiology* 64: 333-345.

Kim, K.J., K.S. Choi, y R. K. Jansen. 2005. Two chloroplast DNA inversions originated simultaneously during the early evolution of the sunflower family (Asteraceae). *Molecular biology and evolution* 22: 1783 - 1792.

Larget, B., y D. L. Simon. 1999. Markov chain Monte Carlo algorithms for the Bayesian analysis of phylogenetic trees. *Molecular biology and evolution* 16: 750-759.

Lavin, M., J. J. Doyle y J. D. Palmer. 1990. Evolutionary significance of the loss of the chloroplast-DNA inverted repeat in the Leguminosae subfamily Papilionoideae. *Evolution* 44(2): 390-402.

Lee, J., y T. Hymowitz. 2001. A molecular phylogenetic study of the subtribe Glycininae (Leguminosae) derived from the chloroplast DNA *rps16* intron sequences. *American journal of botany* 88(11): 2064-2073.

Lee, H., R. K. Jansen, T. W. Chumley y K. Kim. 2007. Gene relocations within chloroplast genomes of *Jasminum* and *Menodora* (Oleaceae) are due to multiple, overlapping inversions. *Molecular biology and evolution* 24: 1161-1180.

Li, H., y R. Durbin. 2009. Fast and accurate short read alignment with Burrows-Wheeler Transform. *Bioinformatics* 25:1754-60.

Li, Q., S. D. Zhou, X. J. He, Y. Yu, Y. C. Zhang y X. Q. Wei. 2010. Phylogeny and biogeography of *Allium* (Amaryllidaceae: Allieae) based on nuclear ribosomal internal transcribed spacer and chloroplast *rps16* sequences, focusing on the inclusion of species endemic to China. *Annals of botany* 106(5): 709-733.

Li, H., B. Handsaker, A. Wysoker, T. Fennell, J. Ruan, N. Homer, G. Marth y R. Abecasis. 2009. Durbin Genome Project, Data Processing Subgroup. The Sequence alignment/map (SAM) format and SAM tools. *Bioinformatics* 25: 2078-2079.

Li, H. 2013. Aligning sequence reads, clone sequences and assembly contigs with BWA-MEM. *Genomics* 0(0):1-3.

Librado, P., y J. Rozas. 2009. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics* 25: 1451-1452.

Lukas, B., y J. Novak J. 2013. The complete chloroplast genome of *Origanum vulgare* L. (Lamiaceae). *Gene* 528: 163-169.

Lohse, M., O. Drechsel y R. Bock. 2007. Organellar Genome DRAW (OGDRAW) a tool for the easy generation of high-quality custom graphical maps of plastid and mitochondrial genomes. *Current genetics* 52: 267-274.

Loockerman, D. J., y K. Jansen. 1996. The use of herbarium material for DNA studies. In T. F. Stuessy and S. H. Sohmer [eds.], *Sampling the green world*, 205-220. Columbia University Press, New York, New York, USA. 289 pp.

Martin, W., O. Deusch, N. Stawski, N. Grünheit y V. Goremykin. 2005. Chloroplast genome phylogenetics: why we need independent approaches to plant molecular evolution. *Trends in plant science* 9(10): 477-83.

Martin, M. 2011. Cutadapt removes adapter sequences from highthroughput sequencing reads. *EMBnet. Journal* 17(1): 10-12.

Martínez-Gordillo, M., I. Fragoso-Martínez, M. R. García-Peña, y O. Montiel. 2013. Géneros de Lamiaceae de México, diversidad y endemismo. *Revista mexicana de biodiversidad* 84(1): 30-86.

Martirosyan, E. V., N. N. Ryzhova., E. Z. Kochieva y K. G. 2009. Analysis of chloroplast *rps16* intron sequences in Lemnaceae. *Molecular biology* 43(1): 32-38.

Miller, M.A., W. Pfeiffer y T. Schwartz, 2010. "Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees" in Proceedings of the Gateway Computing Environments Workshop (GCE), Nucleic acids research. 1-8.

Mizukami, H., Y. Okabe, H. Kohda, y N. Hiraoka. 2000. Identification of the crude drug *atractylodes* rhizome (Byaku-jutsu) and *atractylodes lancea* rhizome (So-jutsu) using chloroplast *TrnK* sequence as a molecular marker. *Biological and pharmaceutical bulletin* 23(5): 589-594.

Moore, M. J., P. S. Soltis, C. D. Bell, J. G. Burleigh, y D. E. Soltis. 2010. Phylogenetic analysis of 83 plastid genes further resolves the early diversification of eudicots. *Proceedings of the National academy of sciences* 107(10): 4623-4628.

Morton, C. M. 2009. Phylogenetic relationships of the Aurantioideae (Rutaceae) based on the nuclear ribosomal DNA ITS region and three noncoding chloroplast DNA regions, *atpB-rbcL* spacer, *rps16*, and *trnL-trnF*. *Organisms diversity and evolution* 9(1): 52-68.

Mouly, A., S. G. Razafimandimbison, J. Florence. J. Jérémie y B. Bremer. 2009. Paraphyly of *Ixora* and New Tribal Delimitation of Ixoreae (Rubiaceae): Inference from Combined Chloroplast (*rps16*, *rbcL*, and *trnT-F*) Sequence Data 1. *Annals of the Missouri botanical garden* 96(1): 146-160.

Nei, M. 1987. *Molecular Evolutionary Genetics*. Columbia University Press, NY. 512 pp.

Ohnishi, T., y O. Ohnishi. 2001. Nucleotide sequence variation of the chloroplast *trnK/matK* region in two wild *Fagopyrum* (Polygonaceae) species, *F. leptopodum* and *F. statice*. *Genes and genetic systems* 76(1): 39-46.

Olvera-Mendoza, E. I., B. Y. Bedolla-García, y S. I. Lara-Cabrera. 2017. Revisión taxonómica de *Salvia* subgénero *Calosphace* sección *Scorodoniae* (Lamiaceae), endémica de México. *Acta botanica mexicana* 118: 7-39.

Ozdilek, A., B. Cengel, G. Kandemir, Y. Tayanc, E. Velioglu y Z. Kaya, 2012. Molecular phylogeny of relict-endemic *Liquidambar orientalis* Mill based on sequence diversity of the chloroplast-encoded *matK* gene. *Plant systematics and evolution* 298(2): 337-349.

Palmer, J. D., R. K. Jansen, H. J. Michaels, M. W. Chase y Manhart, J. R. 1988. Chloroplast DNA variation and plant phylogeny. *Annals of the Missouri botanical garden* 75: 1180-1206.

Pansarin, E. R., A. Salatino, y M. L. Salatino. 2008. Phylogeny of South American Pogonieae (Orchidaceae, Vanilloideae) based on sequences of nuclear ribosomal (ITS) and chloroplast (*psaB*, *rbcL*, *rps16*, and *trnL-F*) DNA, with emphasis on Cleistes and discussion of biogeographic implications. *Organisms diversity and evolution* 8(3): 171-181.

Parks, M., R. Cronn y A. Liston. 2009. Increasing phylogenetic resolution at low taxonomic level using massively parallel sequencing of chloroplast genomes. *BMC Biology* 7: 84-100.

Patil, R. G., K. R. Jadhao, K. C. Samal y G. R. Rout, 2015. Molecular Phylogeny of Indian Indigenous Aromatic Rice Based on Sequence Diversity of the Chloroplast-encoded *matK* Gene. *Rice genomics and genetics* 6 (8):1-8.

Pelser, P. B., A. H. Kennedy, E. J. Tepe, J. B. Shidler, B. Nordenstam, J. W. Kadereit, y L. E. Watson. 2010. Patterns and causes of incongruence between plastid and nuclear Senecioneae (Asteraceae) phylogenies. *American journal of botany* 97(5): 856-873.

- Pérez-García**, M. L. 2013. Filogenia preliminar de *Salvia* subgénero *Calosphace* (Lamiaceae) con énfasis en grupos mexicanos. Tesis de licenciatura. Facultad de biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán, México. 71 pp.
- Pérez-Nicolás**, M. L., y N. R. Fernández. 2007. Plantas del estado de Querétaro, México con potencial para uso ornamental. *Polibotánica* 24: 83-115.
- Persson**, C. 2000. Phylogeny of Gardenieae (Rubiaceae) based on chloroplast DNA sequences from the *rps16* intron and *trnL* (UAA)-F (GAA) intergenic spacer. *Nordic journal of botany* 20(3): 257-270.
- Peterson**, K. 1978. Systematics studies of *Salvia* subgenus *Calosphace* in section *Farinaceae*. Ph.D. Thesis. University of Maryland. Washington D.C., USA. 191 pp.
- Philippe**, H., H. Brinkmann, D. V. Lavrov, D. T. J. Littlewood, M. Manuel, G. Wörheide, y D. Baurain. 2011. Resolving difficult phylogenetic questions: why more sequences are not enough. *PLoS biology* 9(3): e1000602.
- Posada**, D. y K. A. Crandall. 1998. Modeltest: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics* 14(9): 817-818.
- Qian**, J., J Song, H. Gao, Y. Zhu, J. Xu, X. Pang, H. Yao, C. Sun, X. Li, C. Li, J. Liu, H. Xu y S. Chen. 2013. The Complete Chloroplast Genome Sequence of the Medicinal Plant *Salvia Miltiorrhiza*. *PLoS One* 8(2): e57607
- R Core Team**. R. 2015. A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria URL
- Ramamoorthy**, T. P. y M. Elliott. 1998. Lamiaceae de México, diversidad, distribución, endemismo y evolución. In: Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot & J. Fa. Diversidad

biológica. Orígenes y distribución. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F., México. Pp. 501-526.

Ramamoorthy, T. P. 1984. Notes on *Salvia* (Labiatae) in México, with three new species. Journal of the Arnold Arboretum 65: 135-143.

Reisfield, A. S. 1987. Systematic studies in *Salvia* L. (Lamiaceae) with special emphasis on subgenus *Calosphace* (Benth.) Benth. Section *Dusenostachys* Epl. Master's thesis. University of Wisconsin. Madison, USA. 423 pp.

Rocha, L. A., M.A. Bernal, M.R. Gaither y M.E. Alfaro. 2013. Massively parallel DNA sequencing: the new frontier in biogeography. Frontiers in biogeography 5.1: 67-77.

Rokas, A., y S. B. Carroll. 2005. More genes or more taxa? The relative contribution of gene number and taxon number to phylogenetic accuracy. Molecular biology and evolution 22(5): 1337-1344.

Ronquist, F., y J. P. Huelsenbeck. 2003. Mr Bayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. Bioinformatics 19: 1572-1574.

Rosenberg, M. S., y S. Kumar. 2001. Incomplete taxon sampling is not a problem for phylogenetic inference. Proceedings of the National Academy of Sciences 98(19): 10751-10756.

Roy, T., L. W. Cole, T. H. Chang, y C. Lindqvist. 2015. Untangling reticulate evolutionary relationships among New World and Hawaiian mints (Stachydeae, Lamiaceae). Molecular phylogenetics and evolution 89: 46-62.

Roy, S. C. 2015. Phylogenetic relationship among the wild rice (*Oryza rufipogon* Griff.) of NBU campus and cultivated rice as revealed by chloroplast *matK* gene. International journal of agriculture innovations and research 3(6): 1768-1774.

Rstudio Team. RStudio. 2015. RStudio: Integrated Development for R. RStudio, Inc., Boston, MA URL .

Ruhlman, T., S. B. Lee, R. K. Jansen, J. B. Hostetler, L. J. Tallon, C. D. Town y H. Daniell. 2006. Complete plastid genome sequence of *Daucus carota*: implications for biotechnology and phylogeny of angiosperms. BMC genomics 7(1): 1-222.

Ryuk, J. A., H. W. Lee y B. S. Ko. 2013. Genetic identification of *Sinomenium acutum* based on chloroplast gene *ndhF* sequences. The Korea Journal of Herbology 28(5): 1-6.

Saarela, J. M., P. C., Sokoloff, L. J. Gillespie, L. L. Consaul y R. D. Bull. 2013. DNA barcoding the Canadian Arctic flora: core plastid barcodes (*rbcL*+ *matK*) for 490 vascular plant species. PLoS One 8(10): e77982.

Sanger F., S. Nicklend. y A. R. Coulson. 1977. DNA sequencing with Chain-terminating inhibitors. Proceedings of the national academy of science 74(12): 5463-5467.

Santos, E. P. 1991. Genre *Salvia* L. Sous-genre *Calosphace* (Benth.) Benth. Secction *Nobiles* (Benth.) Epl. (Labiatae). Bradea 4: 436-454.

Santos, E. P. 1996. Revisión de la section *Rudes* (Benth.) Epling du genre *Salvia* L., sous-genere *Calosphace* (Benth.) Benth. (Labiatae). Candollea 51(1): 19-58.

Santos, E. P. 2004. Notes on *Salvia* sect. *Secundae* (Lamiaceae) and two new species from Brazil. kew bulletin 59: 285-290.

Santos, E. P. y R. M. Harley. 2004. Notes on *Salvia* section *Nobiles* (Lamiaceae). Kew bulletin. 59: 103-109.

Schatz, M. C., A. L. Delcher y S. L. Salzberg. 2010. Assembly of large genomes using second-generation sequencing. *Genome research* 20(9): 1165-73.

Schroeder, H., A. Höltnen, y M. Fladung. 2011. Chloroplast SNP-marker as powerful tool for differentiation of *Populus* species in reliable poplar breeding and barcoding approaches. *BMC proceedings* 5(7): 56-57.

Shaw, J., E. B. Lickey, J. T. Beck, S. B. Farmer, W. Liu, J. Miller y R. L. Small. 2005. The tortoise and the hare II: relative utility of 21 noncoding chloroplast DNA sequences for phylogenetic analysis. *American journal of botany* 92(1): 142-166.

Shaw, J., E. B. Lickey, E. E. Schilling y R. L. Small. 2007. Comparison of whole chloroplast genome sequences to choose noncoding regions for phylogenetic studies in angiosperms: the tortoise and the hare III. *American journal of botany* 94(3): 275-288.

Sheng, S., P. Yan, C. Zheng, y S. Zhao. 2010. Identification of *Fallopia* species based on the chloroplast *matK* gene sequences. *Wuhan University journal of natural sciences* 15(6): 521-526.

Soltis, D. E., A.V. Albert, V. Savolainen, K. Hilu, Y. L. Qiu, M. W. Chase, J. S. Farris, S. Stefanovic, D. W. Rice, J. D. Palmer y P. S. Soltis. 2004. Genome-scale data, angiosperm relationships, and ‘ending incongruence’: a cautionary tale in phylogenetics. *Trends in Plant sciences* 9(10): 477-483.

Song, S., L. Liu, S. V. Edwards y S. Wu. 2012. Resolving conflict in eutherian mammal phylogeny using phylogenomics and the multispecies coalescent model. *Proceedings of the National academy of sciences* 109(37): 14942-14947.

Srikulnath, K., S. Sawasdichai, T. K. Jantapanon, P. Pongtongkam y S. Peyachoknagul. 2015. Phylogenetic Relationship of *Dendrobium* Species in Thailand Inferred from

Chloroplast *matK* Gene and Nuclear rDNA ITS Region. The Horticulture journal 95: 196-216.

Stamatakis, A. 2014. RAxML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. Bioinformatics 30(9): 1312-1313.

Stephens, J. D., W. L. Rogers, K. Heyduk, J. M. Cruse-Sanders, R. O. Determann, T. C. Glenn y R. L. Malmberg. 2015. Resolving phylogenetic relationships of the recently radiated carnivorous plant genus *Sarracenia* using target enrichment. Molecular phylogenetics and evolution 85: 76-87.

Straub, S. C., M. Parks, K. Weitemier, M. Fishbein, C. R. Cronn y A. Liston. 2012. Navigating the tip of the genomic iceberg: next-generation sequencing for plant systematics. American journal of botany 99(2): 349-364.

Strickler, S. R., A. Bombarel y L. A. Mueller. 2012. Designing a transcriptome next-generation sequencing project for a non model plant species. American journal of botany 99(2): 257-266.

Swofford, D. L. 2002. PAUP*. Phylogenetic analysis using parsimony (* and other methods). Version 4.0b10. Sinauer Associates, Sunderland, Mass.

Taberlet, P., L. Gielly, G. Pautou y J. Bouvet. 1991. Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA. Plant molecular biology 17(5): 1105-1109.

The Arabidopsis Genome Initiative. 2000. Analysis of the genome sequence of the flowering plant *Arabidopsis thaliana*. Nature 408: 796–815.

Torke, B. M. 2000. A revision of *Salvia* sect. *Ekmania* (Lamiaceae). Brittonia 52(3): 265-302.

- Turner**, B. L. 1996. Synopsis of section *Axillaris* of *Salvia*. *Phytologia* 81(1): 16-21.
- Turner**, B. L. 2009. Recension of Mexican species of *Salvia* sect. *Scorodoniae* (Lamiaceae). *Phytologia* 91(2): 256-269.
- Uchoi**, A., S. K. Malik, R. Choudhary, S. Kumar, M. R. Rohini, D. Pal, y R. Chaudhury 2016. Inferring Phylogenetic Relationships of Indian Citron (*Citrus medica* L.) based on *rbcL* and *matK* Sequences of Chloroplast DNA. *Biochemical genetics* 1-21.
- Walker**, J. B., K. J. Sytsma, J. Treutlein y M. Wink. 2004. *Salvia* (Lamiaceae) is not monophyletic: Implications for the systematics, radiation, and ecological specialization of *Salvia* and tribe *Mentheae*. *American journal of botany* 91(7): 1115–1125.
- Walker**, J. B. 2006. A preliminary phylogenetic analysis of *Salvia* subgenus *Calosphace*. Ph.D. Thesis, University of Wisconsin, Madison, WI. USA. 194 pp.
- Wasson**, R. G. 1962. A new Mexican psychotropic drug from the mint family. *Botanical Museum Leaflets, Harvard University* 20(3): 77-84.
- Watson**, L. E., T. M. Evans, y T. Boluarte. 2000. Molecular phylogeny and biogeography of tribe Anthemideae (Asteraceae), based on chloroplast gene *ndhF*. *Molecular Phylogenetics and evolution* 15(1): 59-69.
- Wen**, J., S. T. Berggren, C. H. Lee, S. Ickert-Bond, T. S. Yi, K. O. Yoo y D. Potter. 2008. Phylogenetic inferences in *Prunus* (Rosaceae) using chloroplast *ndhF* and nuclear ribosomal ITS sequences. *Journal of systematics and evolution* 46 (3): 322-332.
- Weng**, M. L., T. A. Ruhlman, y R. K. Jansen. 2016. Expansion of inverted repeat does not decrease substitution rates in *Pelargonium* plastid genomes. *New phytologist* 214 (2): 842-851.

Wicke, S., K. F. Müller, C. W. de Pamphilis, D. Quandt, N. J. Wickett, Y. Zhang, y G. M. Schneeweiss. 2013. Mechanisms of functional and physical genome reduction in photosynthetic and nonphotosynthetic parasitic plants of the broomrape family. *Plant cell* 25: 3711-3725.

Will, M., y R. Claßen-Bockhoff. 2017. Time to split *Salvia* sl (Lamiaceae) New insights from Old World *Salvia* phylogeny. *Molecular phylogenetics and evolution* 109: 33-58.

Wortley, A. H., P. J. Rudall, D. J. Harris, y R. W. Scotland. 2005. How much data are needed to resolve a difficult phylogeny? Case study in Lamiales. *Systematic biology* 54(5): 697-709.

Xiao, L. Q., y H. Zhu. 2007. Paraphyly and phylogenetic relationships in *Lasianthus* (Rubiaceae) inferred from chloroplast *rps16* data. *Botanical studies* 48(2): 227-232.

Yan, L., X. Lai, X. Li, C. Wei, X. Tan e Y. Zhang. 2015. Analyses of the complete genome and gene expression of chloroplast of sweet potato (*Ipomoea batata*). *Plos one* 10(4): e0124083.

Yang, M., X. Zhang, G. Liu, Y. Yin, K. Chen, Q. Yun y J. Yu. 2010. The complete chloroplast genome sequence of date palm (*Phoenix dactylifera* L.). *Plos one* 5(9): e12762.

Yi, D. K. y K. J. Kim. 2012. Complete chloroplast genome sequences of important oilseed crop *Sesamum indicum* L. *Plos one* 7: e35872

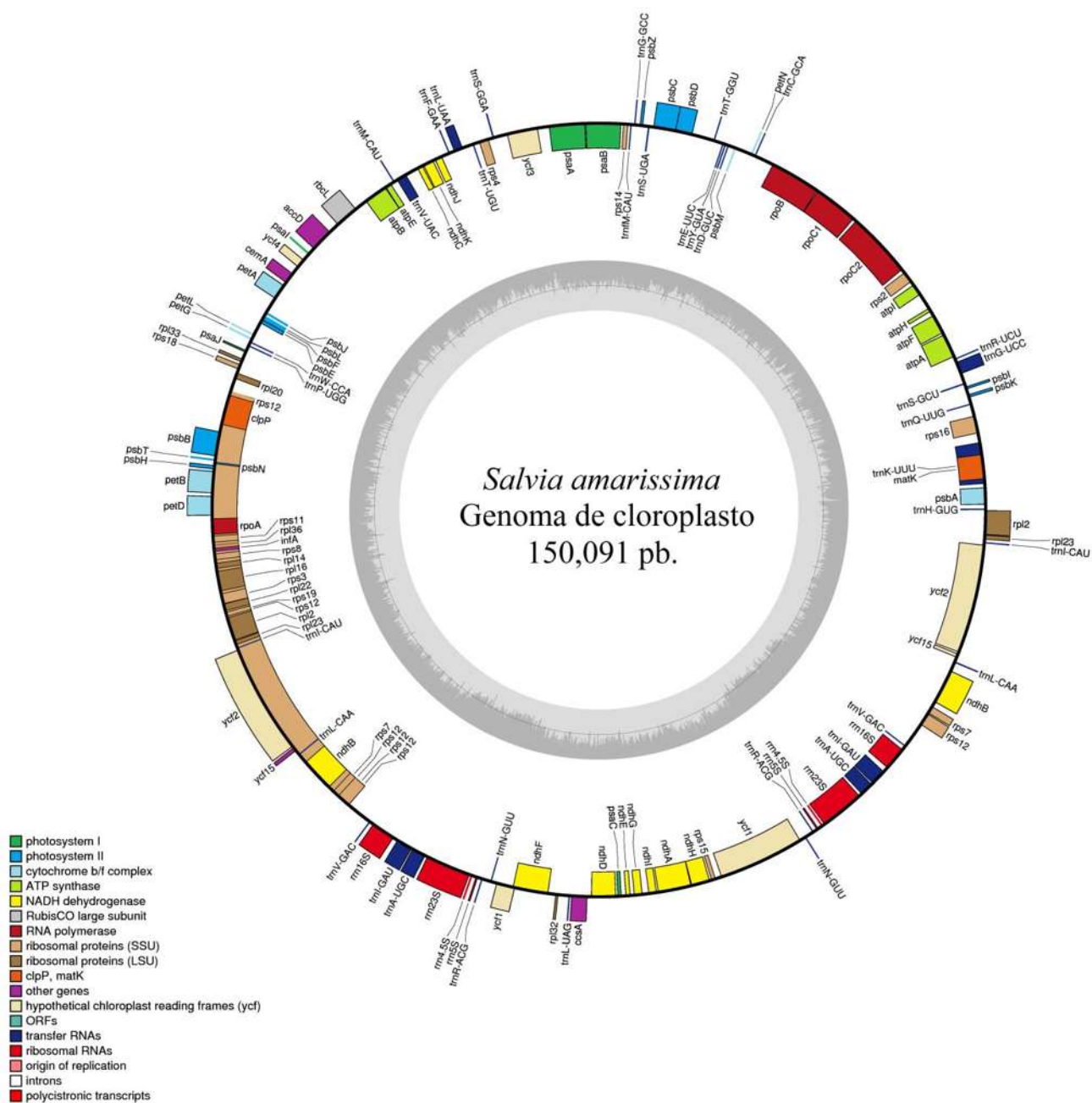
Zhang, W. H., Z. D. Chen, J. H. Li, H. B. Chen, y Y. C. Tang. 2003. Phylogeny of the Dipsacales s.l. based on chloroplast *trnL-F* and *ndhF* sequences. *Molecular phylogenetics and evolution* 26(2): 176-189.

Zhang, Z. Y., y D. Z. Li. 2004. Molecular phylogeny of section *Parrya* of *Pinus* (Pinaceae) based on chloroplast *matK* gene sequence data. *Acta botanica sinica-English edition* 46(2): 171-179.

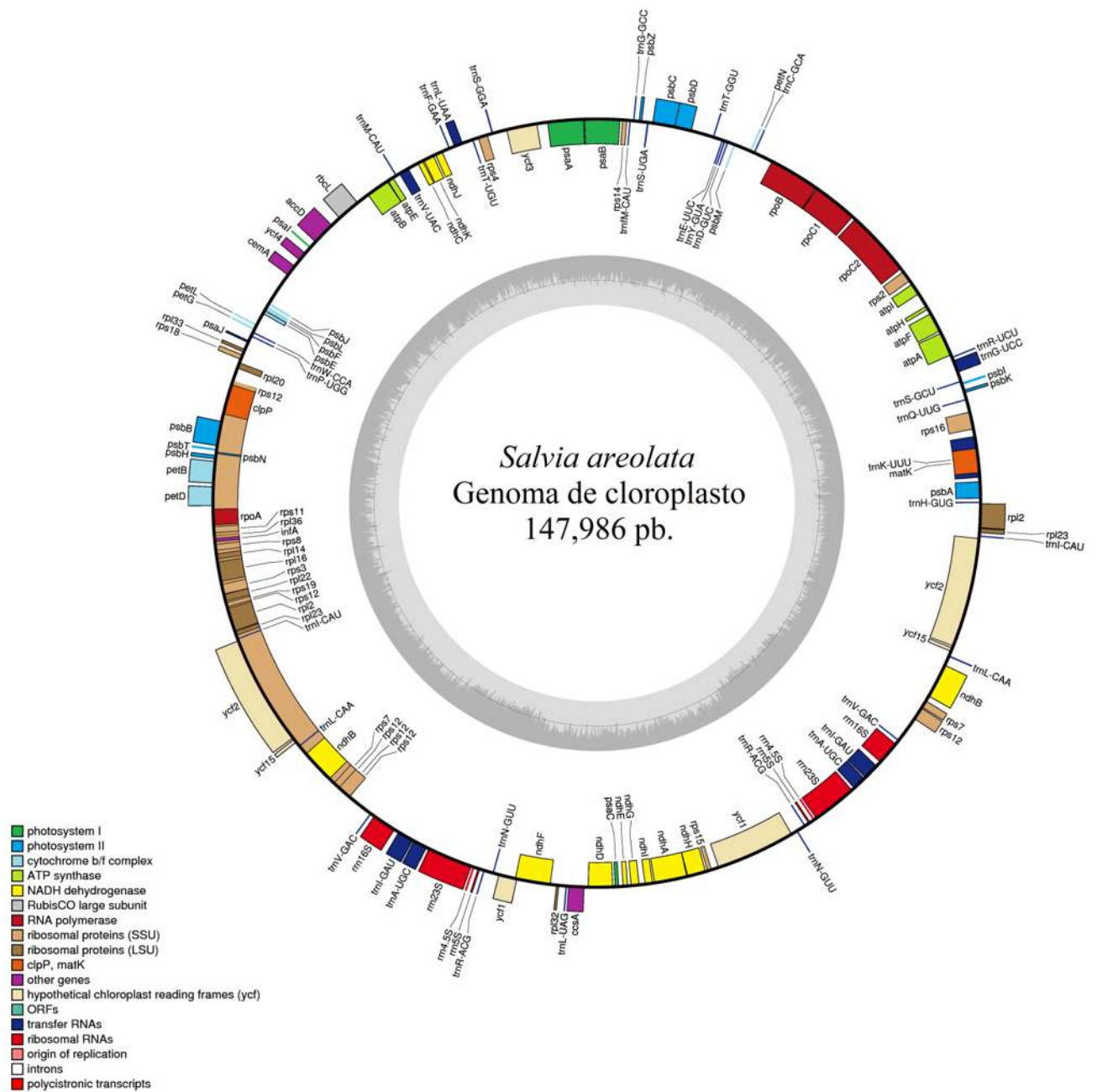
Zhang, T. Y. Fang, X, Wang, X, Deng, X, Zhang, S. Hu y J. Yu. 2012. The complete chloroplast and mitochondrial genome sequences of *Boea hygrometrica*: insights into the evolution of plant organellar genomes. *Plos one* 7(1): e30531.

Zhu, S., H. Fushimi, G. Han, T. Tsuchida, T. Uno, A. Takano y K. Komatsu, 2007. Molecular identification of "Chuanxiong" by nucleotide sequence and multiplex single base extension analysis on chloroplast *trnK* gene. *Biological and pharmaceutical bulletin* 30(3): 527-531.

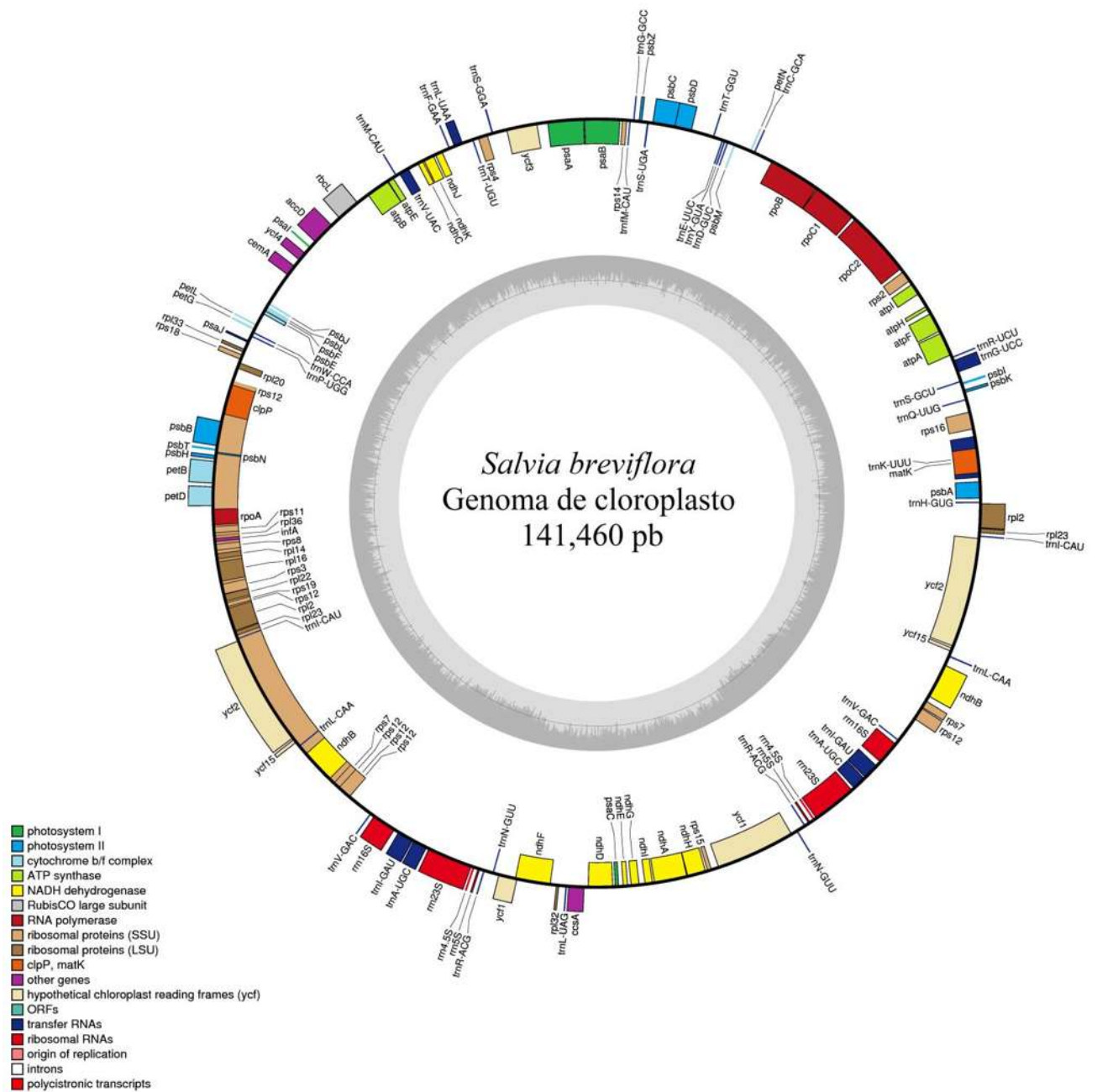
Apéndice I.



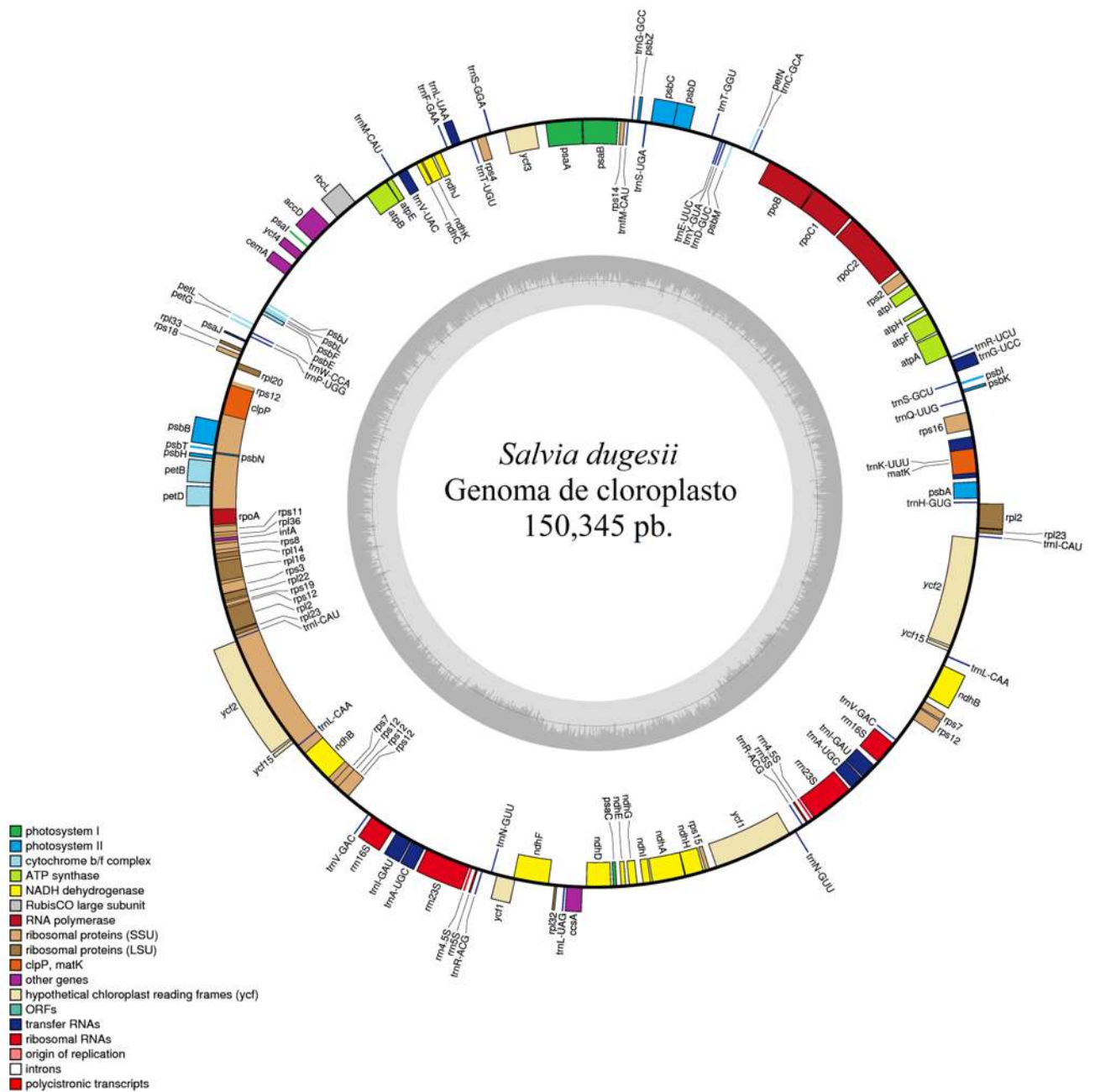
Genoma de cloroplasto de *Salvia amarissima* secc. *Uricae*.



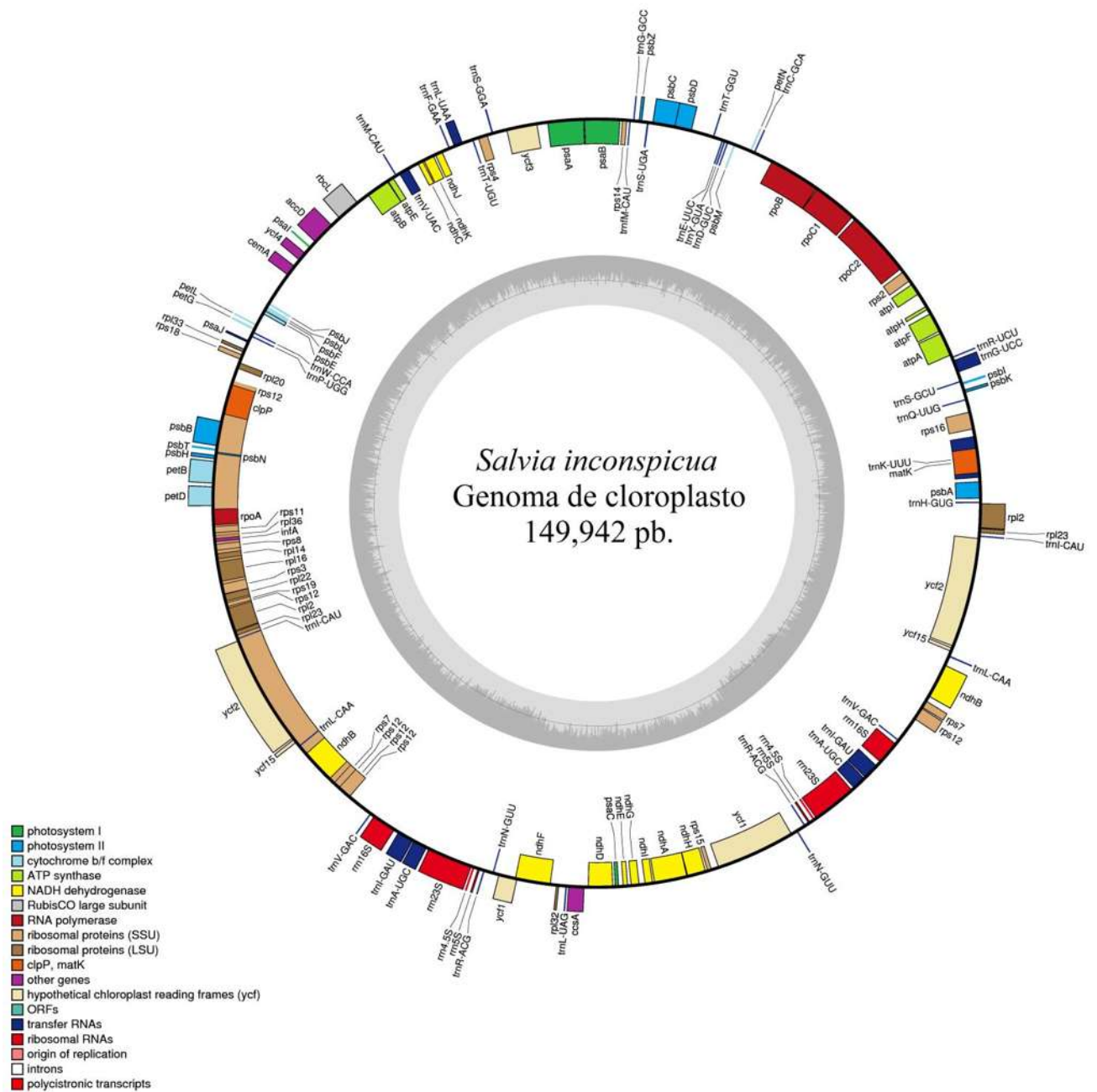
Genoma de cloroplasto de *Salvia areolata* secc. *Purpurea*.



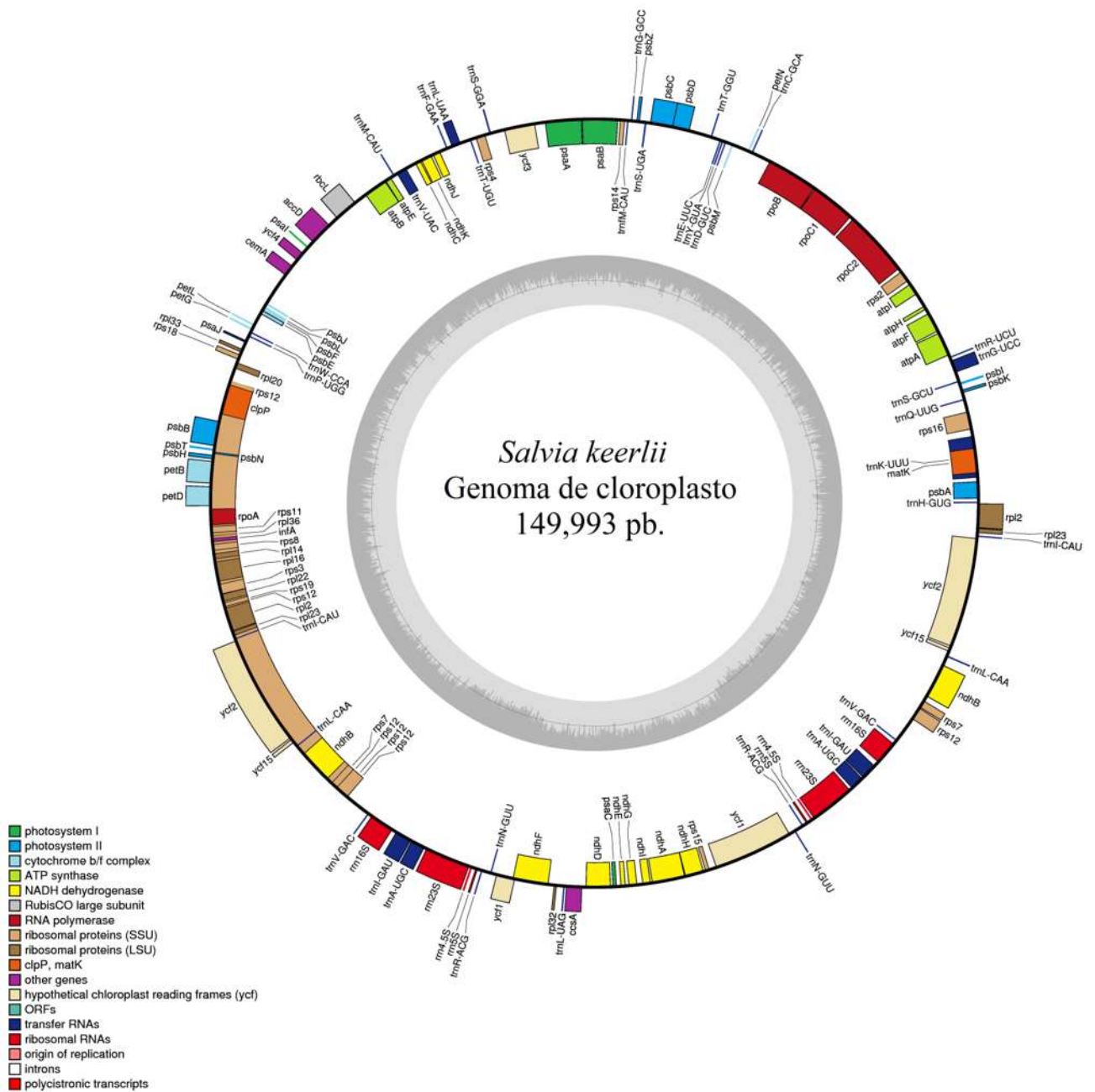
Genoma de cloroplasto de *Salvia breviflora* secc. *Scorodoniae*.



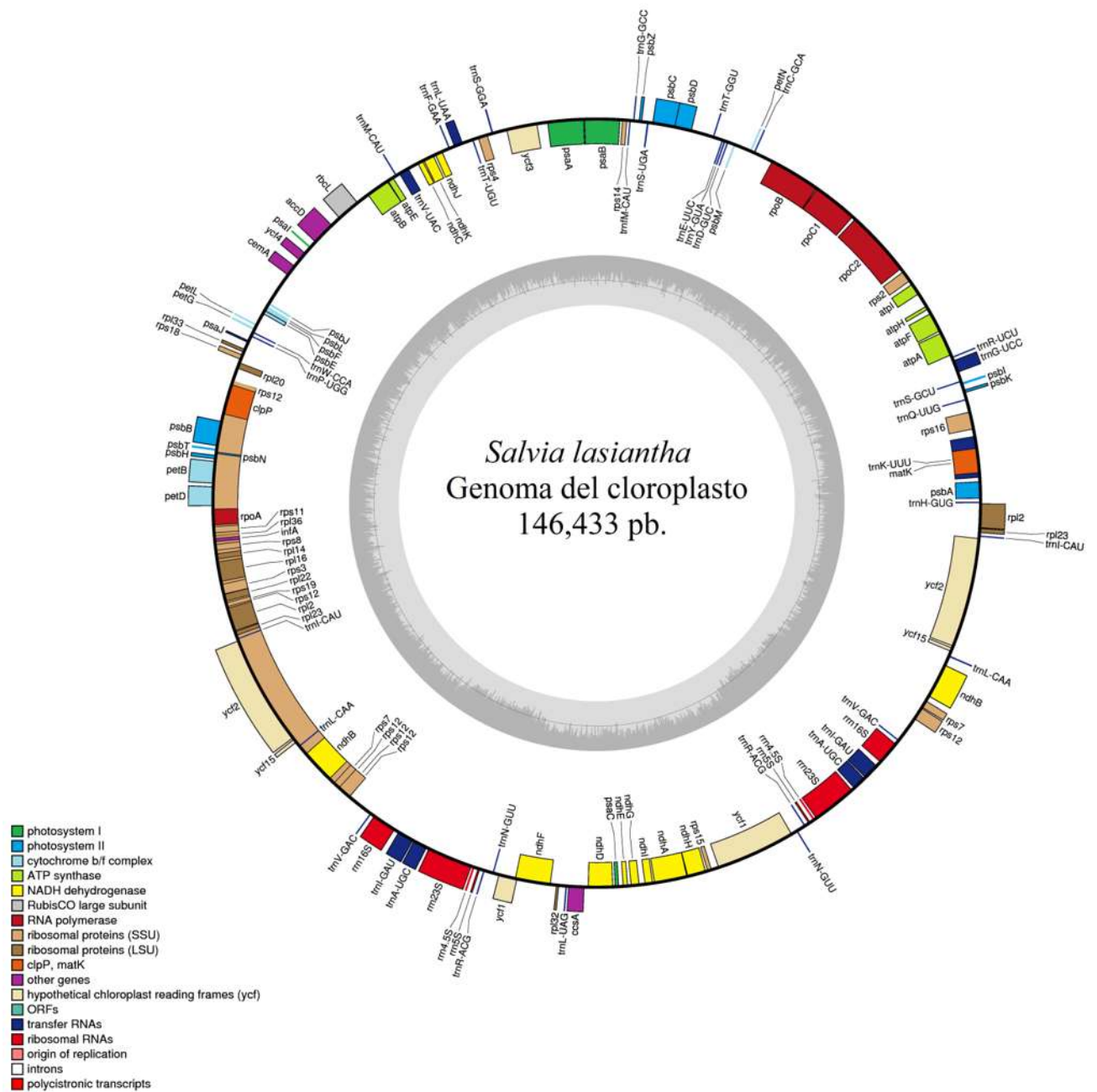
Genoma de cloroplasto de *Salvia dugesii* secc. *Scorodoniae*.



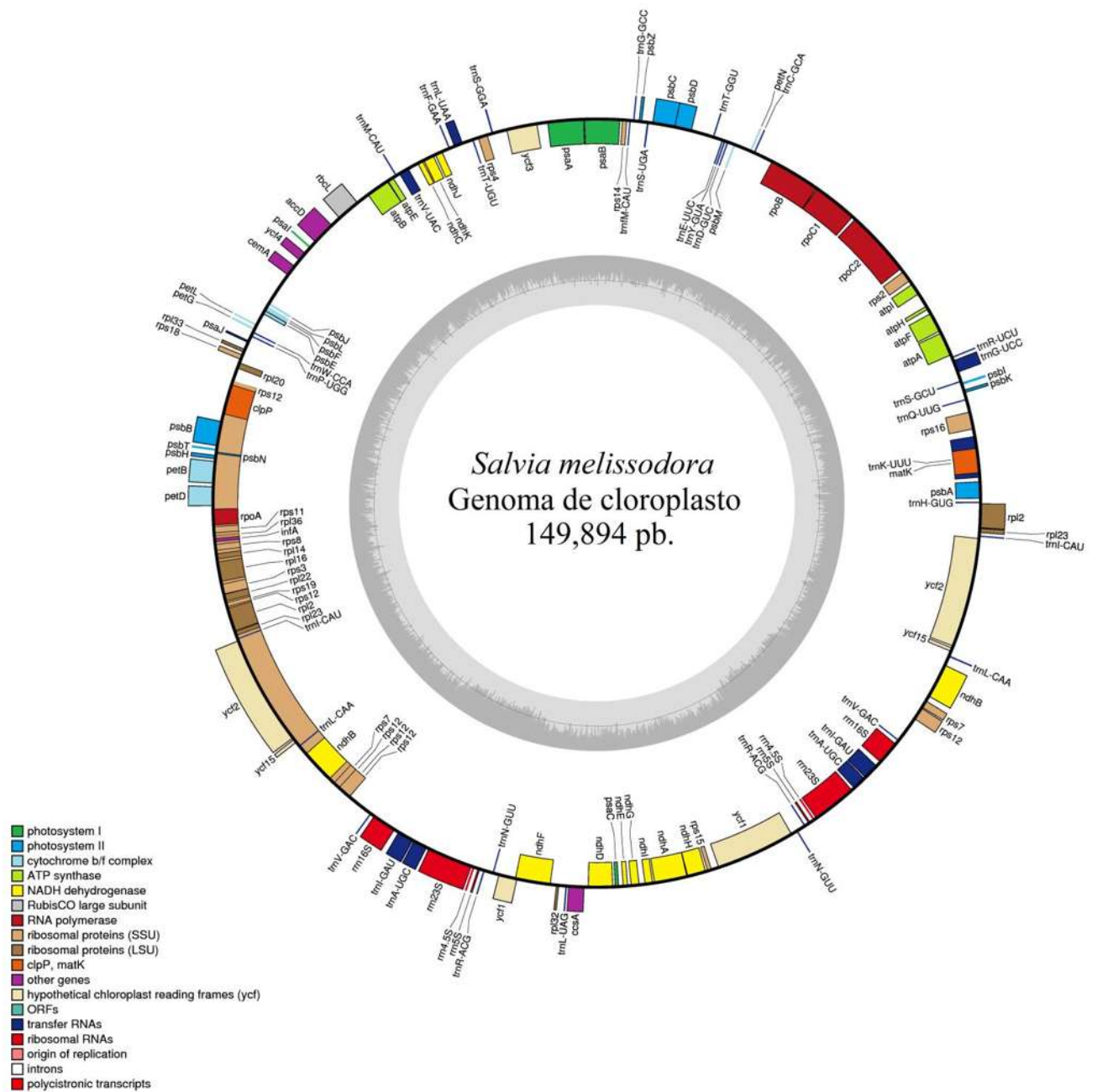
Genoma de cloroplasto de *Salvia inconspicua* secc. *Sigmoidea*.



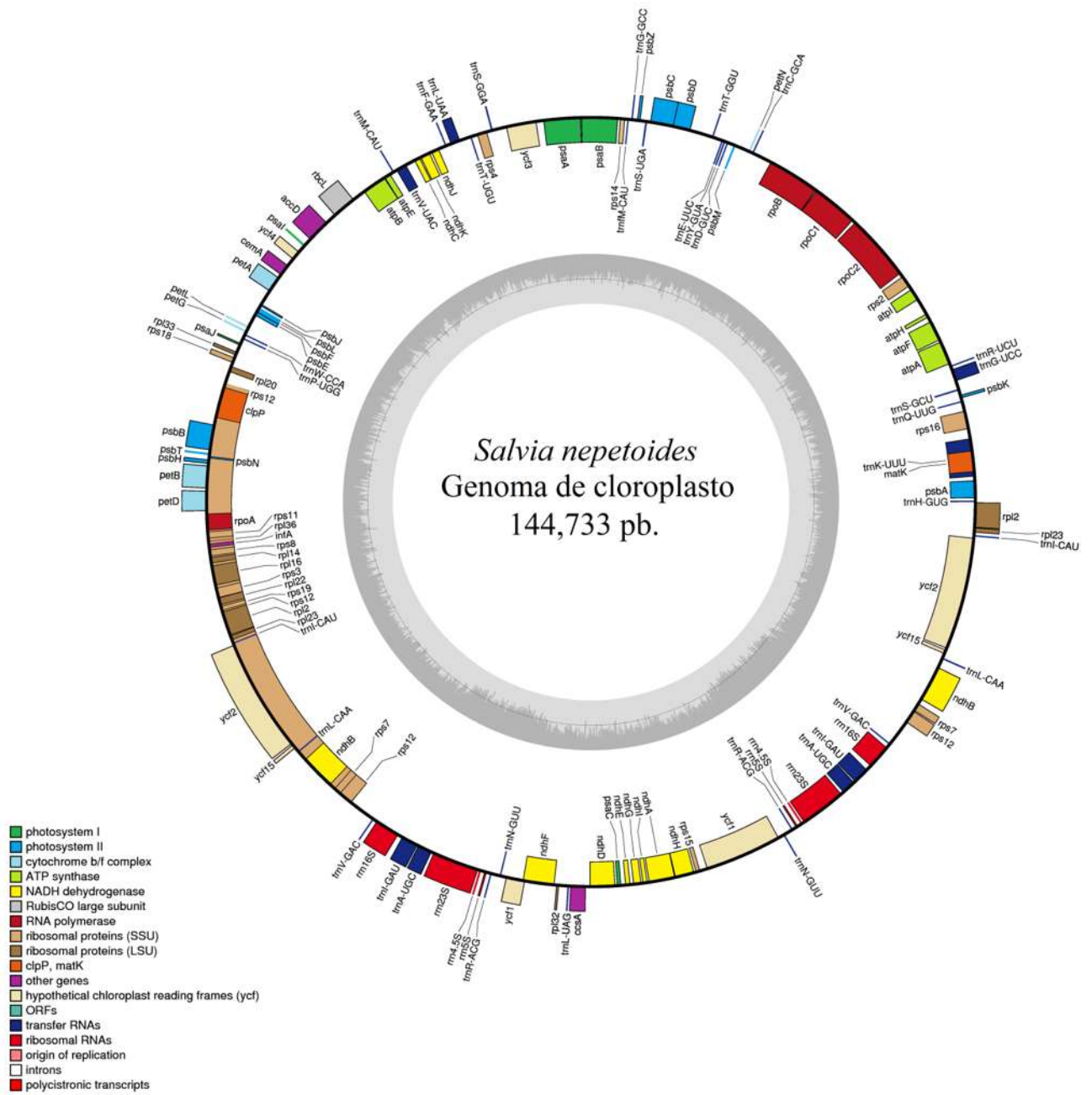
Genoma de cloroplasto de *S. keerlii* secc. *Scorodoniae*.



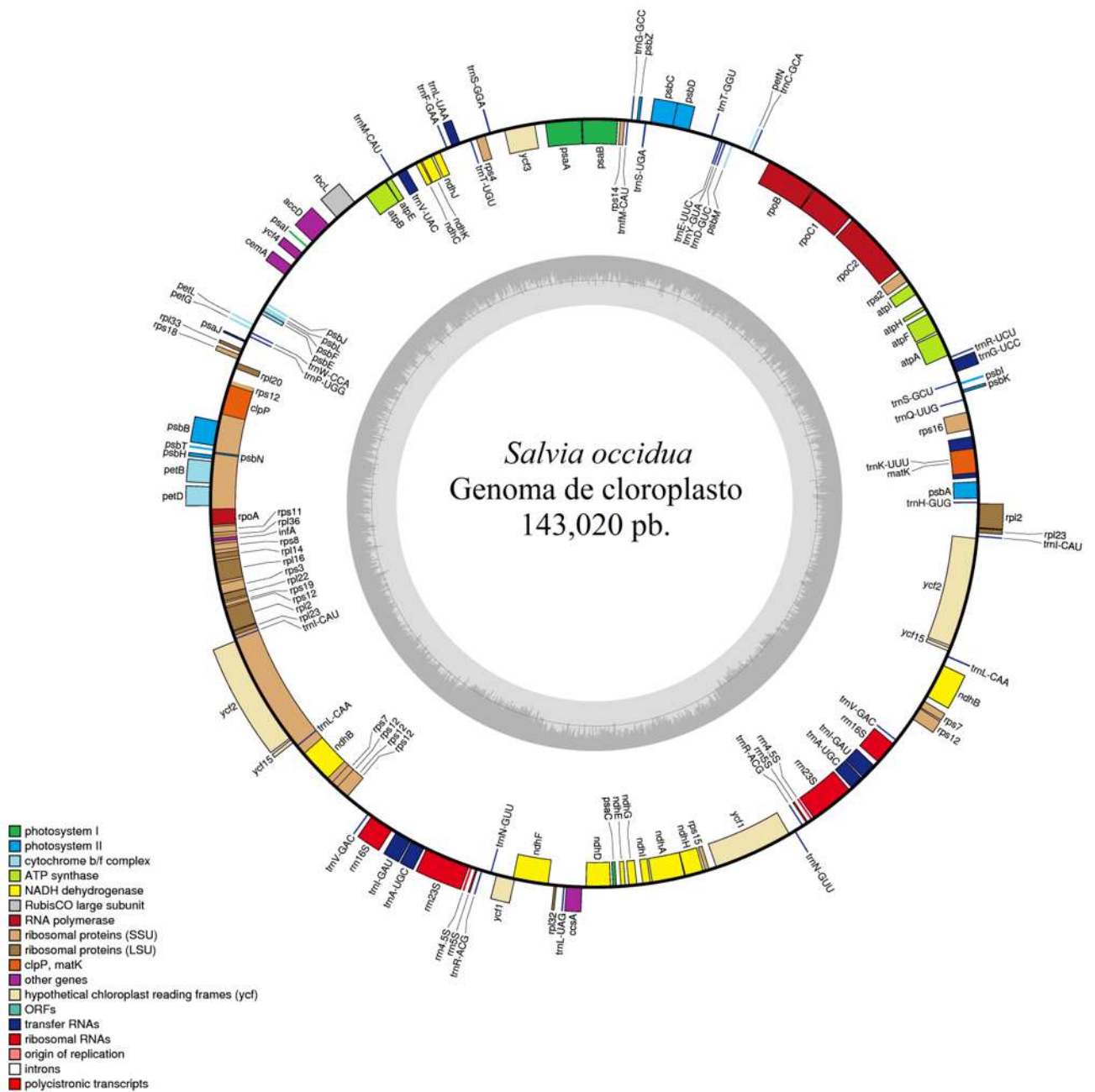
Genoma de cloroplast de *Salvia lasiantha* secc. *Mitratae*.



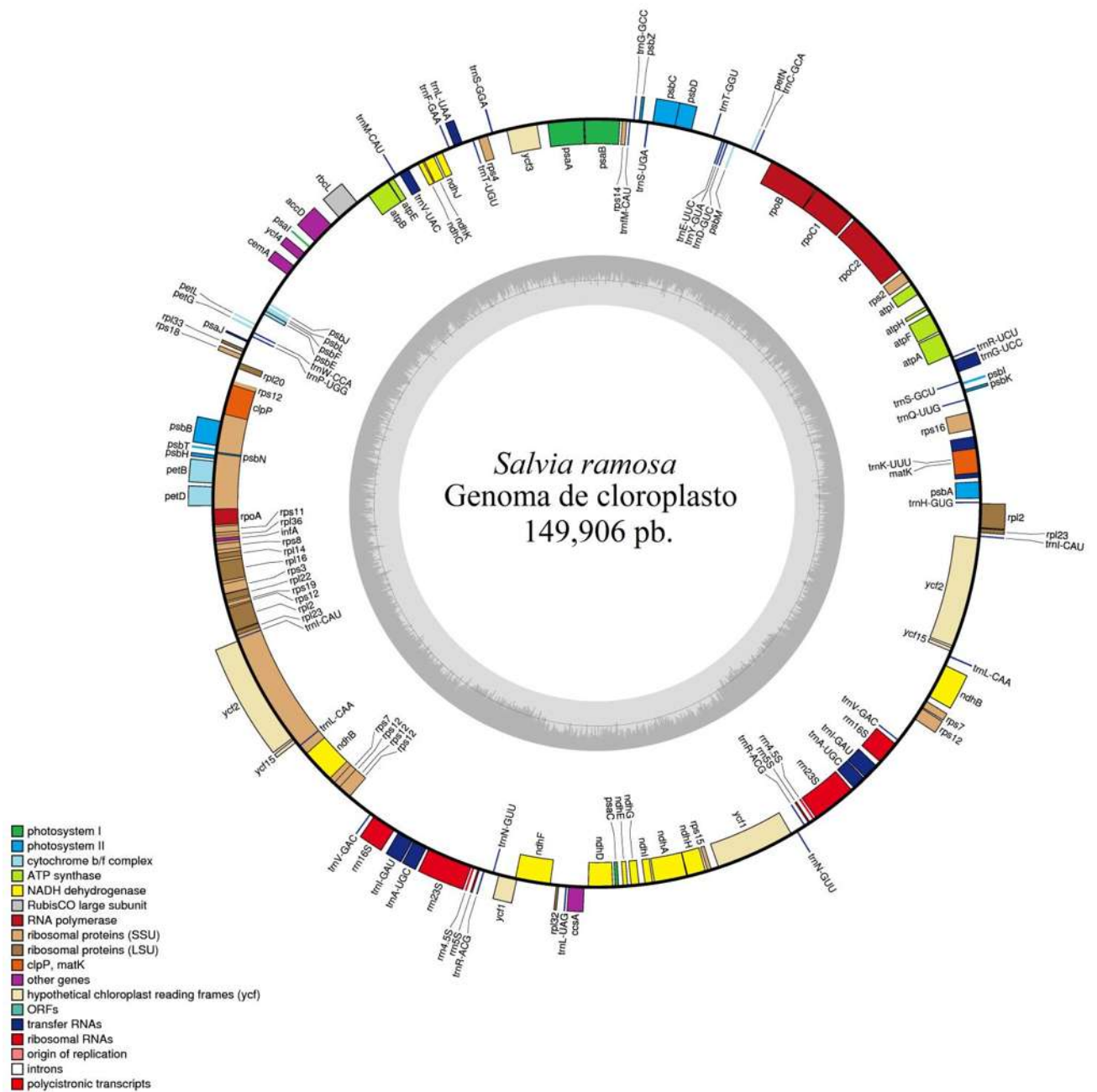
Genoma de cloroplasto de *Salvia melissodora* secc. *Scorodoniae*.



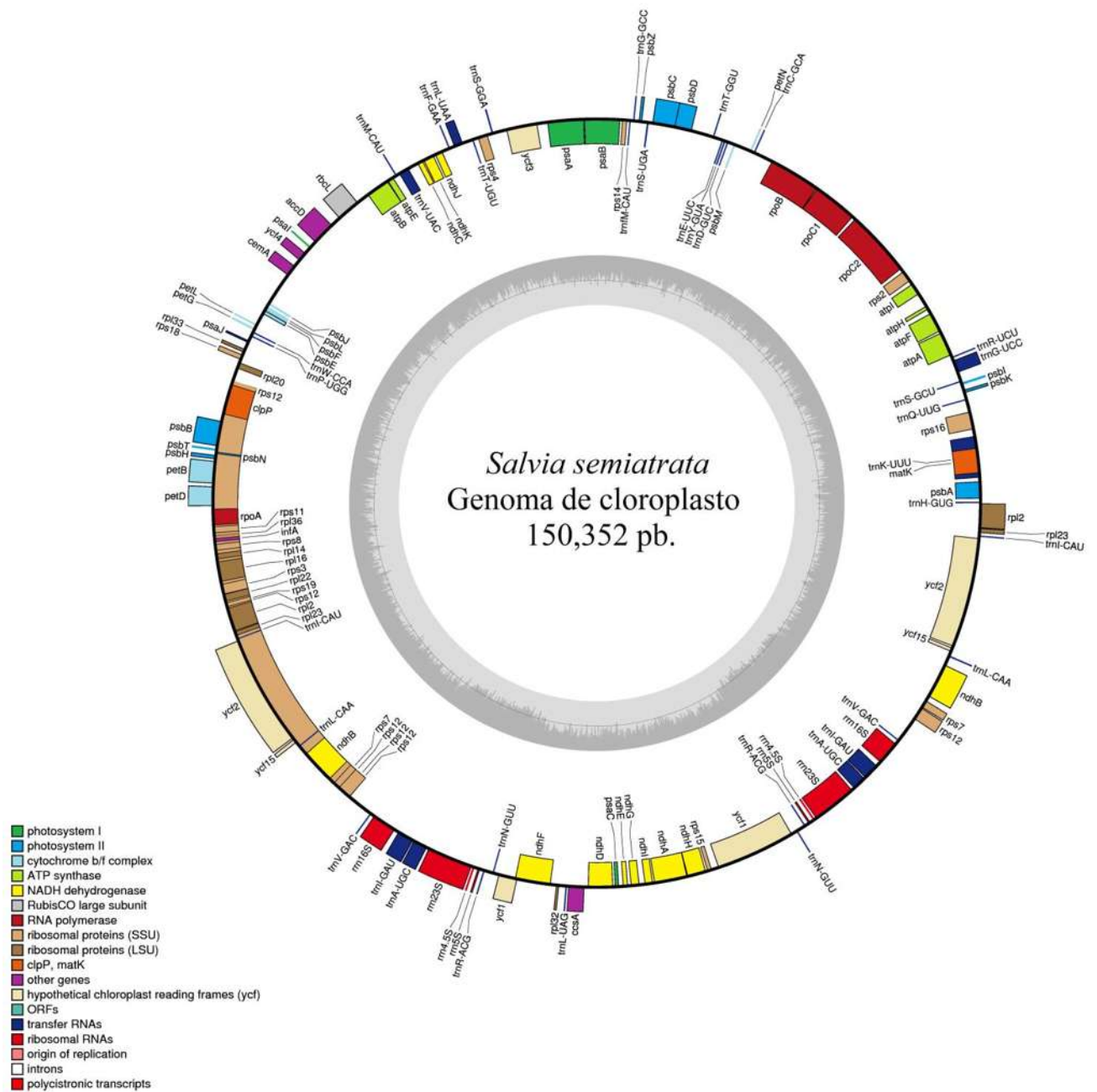
Genoma de cloroplasto de *Salvia nepetoides* secc. *Sigmoideae*.



Genoma de cloroplasto de *Salvia occidua* secc. *Scorodoniae*.



Genoma de cloroplasto de *S. ramosa* secc. *Scorodoniae*.



Genoma de cloroplasto de *Salvia semiatrata* secc. *Atratae*.

